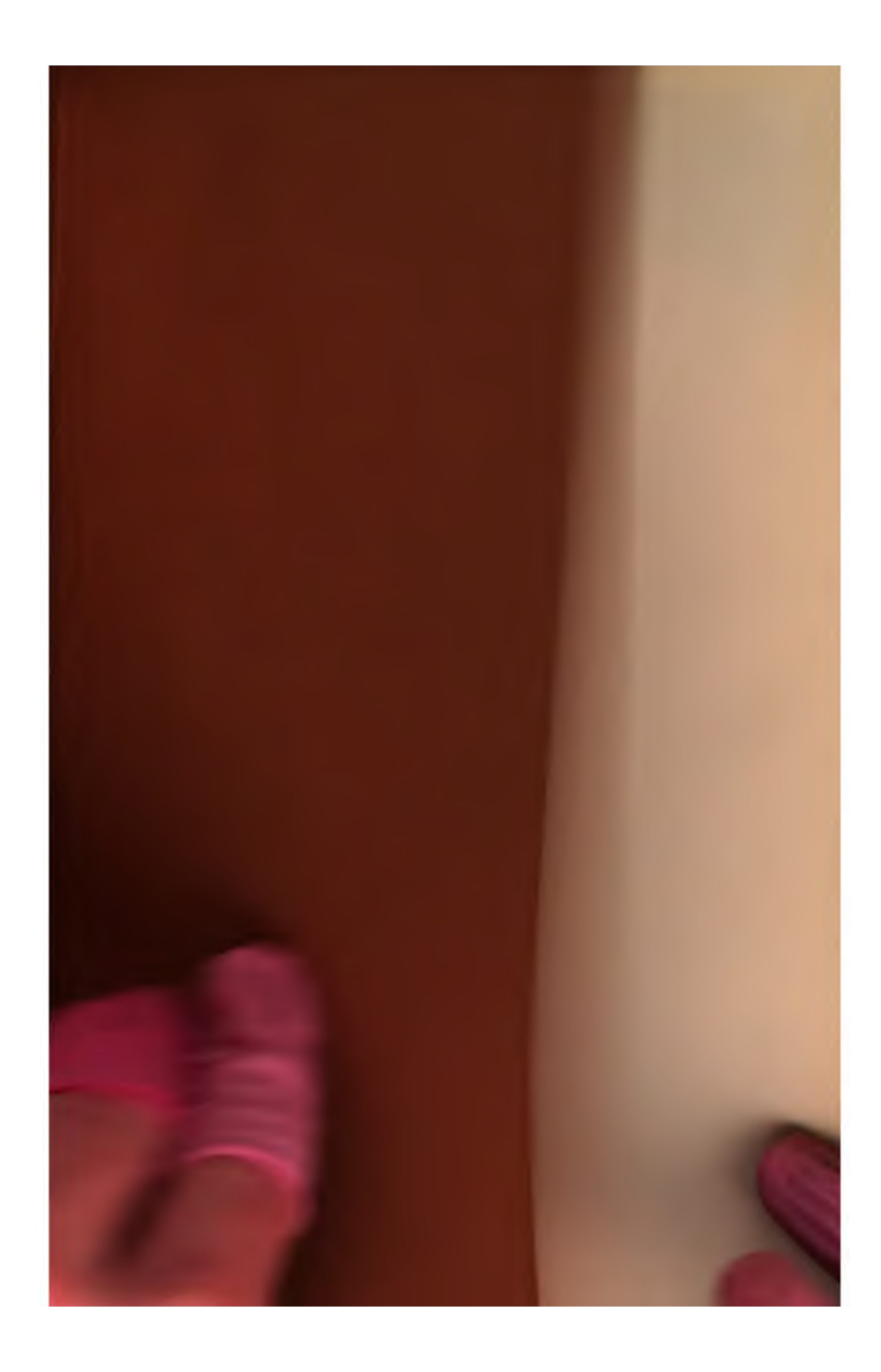



600025354P
PRESS
SHELF
Nº





HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY, TH. IRMISCH, N. PRINGSHEIM UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

ZWEITER BAND.

ERSTE ABTHEILUNG.

MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER PILZE, FLECHTEN UND MYXOMYCETEN.

VON

A. DE BARY.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1866.

MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE

DER

PILZE, FLECHTEN UND MYXOMYCETEN.

VON

DR. A. DE BARY,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. B.

MIT 101 HOLZSCHNITTEN UND EINER KUPFERTAFEL.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1866.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

VORWORT.

Die vorliegende Arbeit hat die Aufgabe eine geordnete Darstellung zu geben von dem gegenwärtigen Stande der Morphologie und Physiologie der Pilze, Myxomyceten und Flechten. Sie sucht dieselbe zu lösen durch Zusammenstellung der Ergebnisse einer umfangreichen und zersplitterten Litteratur und, soweit möglich, durch eine auf eigene Untersuchungen gegründete kritische Behandlung und Vervollständigung dieser Ergebnisse. Die Darstellung der allgemeinen morphologischen Resultate findet, zumal bei einer so formenreichen und ungleichmässig bearbeiteten Classe wie die Pilze sind, nicht geringe Schwierigkeiten darin, dass sie auf der einen Seite die der Systematik angehörenden Detailbeschreibungen, auf der andern eine allzu schematische Behandlung vermeiden muss. Wenn dieser Anforderung nicht überall genügend entsprochen wurde, so mag dies wenigstens theilweise durch die Beschaffenheit der vorliegenden Untersuchungen erklärt und entschuldigt werden.

Da der morphologische Theil der Arbeit überall auf die Systematik Beziehung nehmen muss und die Ansichten über die systematische Eintheilung der Pilze zur Zeit sehr auseinander gehen, so wird es zweckmässig sein die systematischen Anschauungen hier kurz anzugeben, von welchen ich in der Arbeit ausgegangen bin.

Pilze nenne ich ausschlieslich diejenigen chlorophyllfreien und von organischen Stoffen lebenden Thallophyten, deren Thallus aus den im 1. Capitel näher beschriebenen Hyphen besteht; man kann kurz sagen die chlorophyllfreien Conferven (Siphoneen) und Lichenen. Ausgeschlossen von den Pilzen

sind hiernach die Myxomyceten, Chytridieen und Schizomyceten Nägeli's. Was von den beiden letztgenannten Gruppen in vorliegender Arbeit zu erwähnen ist, wurde jedoch in dem von den Pilzen handelnden Theile an geeigneten Orten eingeschaltet.

Die Pilze gliedern sich in folgende Ordnungen *I. Phycomycetes.* Unter diesem Namen kann man die miteinander nahe verwandten Familien: *a.* Saprolegnieae, *b.* Peronosporeae, *c.* Mucorini zusammenfassen. *II. Hypodermii.* Fries S. v. Sc. *a.* Uredinei Tul. *b.* Ustilaginei Tul. *III. Basidiomycetes.* *a.* Tremillini Tul. *b.* Hymenomycetes *c.* Gastromycetes. *IV. Ascomycetes.* *a.* Protomycetes (Protomyces macrosporus) *b.* Tuberacei. *c.* Onygenei. *d.* Pyrenomycetes *e.* Discomycetes.

Diese Gruppen entsprechen einerseits im Wesentlichen den gleichnamigen der gangbaren Pilzsysteme. Auf der andern Seite fehlen in der obigen Zusammenstellung sowohl die Haplo- oder Hyphomyceten (mit Ausnahme der Hypodermii), als die Gymnomyceten Fries. Was die ersteren betrifft, so ist es zur Zeit zweifellos, dass sie nicht eine Abtheilung des natürlichen Systems bilden, sondern nur eine Gruppe von Formen darstellen, welche durch ähnlichen Bau und Habitus der Vegetationsorgane übereinstimmen, etwa wie die Bäume oder Sträucher unter den Phanerogamen. Sie gehören theils den Phycomyceten an, theils stellen sie Entwicklungszustände, Organe, von Pilzen aus den Ordnungen III und IV dar. Letzteres gilt nicht minder für die Gymnomyceten, für die seitherigen Unterordnungen Sphaeropsideen Lév., Cytisporeen, u. s. f., alle diese sind daher aus dem natürlichen System zu streichen.

Es muss allerdings zugegeben werden, dass es zur Zeit nicht möglich ist, alle Hyphomyceten, Gymnomyceten u. s. f. an ihre naturgemässe Stelle im System zu setzen, und die genannten Abtheilungen werden als Nothbehelf da noch beibehalten werden müssen, wo es sich darum handelt eine Anleitung zum Bestimmen der Pilze oder auch nur eine vollständige Liste der beschriebenen Formen zu geben. Für den Zweck der vorliegenden Arbeit war es aber nicht nur möglich, sondern nothwendig, das natürliche System, dessen Grundzüge sicher gestellt sind, an die Stelle des veralteten zu setzen.

Die Saprolegnieen knüpfen die Phycomyceten unmittelbar an die Conferven (Siphoneen) an, sie können mit gleichem Rechte diesen wir den Pilzen zugezählt werden. Da ihre Entwickelungsgeschichte wie zu erwarten steht

auch in dem algologischen Theile dieses Handbuches Besprechung finden wird, habe ich sie hier verhältnissmässig kurz behandelt.

Ueber die Systematik der Flechten ist hier nur das Eine zu bemerken, dass ich mich in der Nomenclatur vorzugsweise an Körber's Systema Lichenum und Parerga gehalten habe; nicht um für irgend eines unter den Lagern der Lichenographen Partei zu nehmen, sondern weil die genannten Bücher relativ vollständig, fertig und allgemein verbreitet sind.

Ich bedauere einige in neuester Zeit erschienene mycologische Arbeiten für die vorliegende Darstellung nicht mehr haben benutzen zu können, es schien mir aber im Interesse der letzteren geboten, nachdem das Manuscript abgeschlossen und der Druck begonnen war, nachträgliche Einschiebungen zu vermeiden, zumal da solche nirgends erhebliche Neuerungen und Abänderungen der vorgetragenen Ansichten veranlasst haben würden.

Freiburg im December 1865.

A. de Bary.

INHALT.

I.
Pilze.

Erste Abtheilung. Morphologie des Pilzthallus.

Capitel 1. Histiologische Eigenthümlichkeiten.

Capitel 2. Bau des Thallus. Mycelium.

Capitel 3. Der Fruchtträger.

Zweite Abtheilung. Fortpflanzungsorgane.

Capitel 4. Geschlechtslose Fortpflanzung.

Capitel 5. Geschlechtliche Fortpflanzung und Copulation.

Dritte Abtheilung. Entwickelungsgang der Pilze. Pleomorphie, Generationswechsel.

Capitel 6.

Vierte Abtheilung. Physiologische Eigenthümlichkeiten der Pilze.

Capitel 7.

II.
Flechten.

Capitel 8. Der Thallus der Flechten.

Capitel 9. Fortpflanzungsorgane der Flechten.

Capitel 10. Entwickelungsgang der Flechten.

Capitel 11.

III.

Myxomyceten.

Capitel 12. Bau und Entwickelung der Myxomyceten.

I.

Pilze.

Erste Abtheilung.

Morphologie des Pilzthallus.

Capitel 1.

Histiologische Eigenthümlichkeiten.

Der gesammte vegetative Körper (Phytom) der Pilze, welcher gleich dem verwandter Gruppen des Pflanzenreiches als Thallus bezeichnet wird, besteht, mit Ausnahme einzelner zweifelhafter Fälle, aus fadenförmigen, mehr oder minder verzweigten Elementen, Pilzfäden, Hyphae oder schlechthin Fäden genannt.

In einer Anzahl von Fällen (Saprolegnieen, Peronosporeen, manche Mucorinen) ist der Faden eine einzige, lang schlauchförmige Zelle mit Spitzenwachsthum und meist reichlicher Astbildung, in Bau und Wachsthum den lang schlauchförmigen Zellen anderer Gewächse, zumal der Siphoneen (Vaucheria etc.), vollkommen ähnlich.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Pilze ist die Hypha dagegen eine Zellreihe (Zellenlinie Nägeli), die gleichfalls durch Spitzenwachsthum in die Länge wächst und sich dichotom oder durch Seitenzweige von den Gliederzellen aus verästelt. Spitzenwachsthum und Astbildung erfolgen nach den für Zellreihen überhaupt geltenden, im ersten Bande dieses Handbuchs dargestellten Gesetzen. Das Längenwachsthum des Fadens, soweit es auf Zellenneubildung beruht, erfolgt entweder durch alleinige Theilung der Scheitelzelle; der einfache Faden oder Ast besteht nur aus dieser und aus Gliederzellen ersten Grades (z. B. fruchttragende Aeste von Botrytis cinerea, Acrostalagmus u. s. f.); oder es treten in den Gliederzellen ersten Grades noch regelmässig weitere Quertheilungen auf, wie dies besonders in den zusammengesetzten Körpern grösserer Pilze der Fall ist. (Exquisite Beispiele Claviceps, Rhizomorpha subterranea u. A.).

Aus der Keimzelle entwickelt sich, in später zu beschreibender Weise, zunächst die einzelne Hyphe. Diese bildet bei den einfacheren Formen, welche als Fadenpilze, Hyphomyceten, Haplomyceten bezeichnet werden, für

sich allein auch den fertig entwickelten Thallus. Nicht minder ist aber auch der Körper der grösseren, massig entwickelten Pilze, der Schwämme des gewöhnlichen Sprachgebrauchs, immer aus den soeben characterisirten Pilzfäden zusammengesetzt, indem solche nach bestimmten Regeln zur Bildung eines grösseren Ganzen zusammentreten und miteinander heranwachsen. Der Körper der grösseren Schwämme ist daher passend eine Colonie von Pilzfäden oder von Haplomyceten genannt worden; er sei in folgendem mit dem Namen zusammengesetzter Pilzkörper bezeichnet, zur Unterscheidung von dem freifädigen Körper der einfachen Haplomyceten.

Das Wachsthum des zusammengesetzten Schwammes, soweit es in Neubildung von Zellen und nicht in Ausdehnung der bereits vorhandenen besteht, kommt lediglich durch das Längenwachsthum der Hyphen, aus welchen er besteht, und durch die Bildung neuer Zweige an ihnen zu Stande, welch letztere sich theils zwischen die vorhandenen einschieben, theils den oberflächlichen aussen anlegen.

An dem fertig entwickelten Schwamme lässt sich die Zusammensetzung aus Hyphen meist leicht erkennen, mit blossem Auge als feine Faserung, mit dem Mikroskop ist der Verlauf der einzelnen Fäden und ihrer Zweige oft auf weite Strecken hin zu verfolgen, sei es dass sie parallel nebeneinander stehen, oder dass sie vielfach durcheinander geschlungen und verflochten sind. Beispiele dafür werden in den folgenden Capiteln vielfach angeführt werden. In den früheren Lehrbüchern ist das Fadengeflecht der Pilze als Filzgewebe (tela contexta) bezeichnet worden. (S. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, 269. Unger, Anat. u. Physiol. d. Pfl. p. 149).

Bei einer Anzahl von Schwämmen scheint allerdings der ganze Thallus oder einzelne Theile desselben eine andere Zusammensetzung zu haben. Das ausgebildete Gewebe besteht hier aus isodiametrischen, rundlichen oder polyedrischen Zellen, welche, zumal auf dünnen Durchschnitten, eine Anordnung in Reihen nicht mehr erkennen lassen. Es ist somit dem Parenchym höherer Gewächse dem Ansehen nach ähnlich. Beispiele hierfür bieten die Hüte von Russula, Lactarius, die Rinde vieler Lycoperdaceen-Peridien, manche Sclerotien, vor Allem der Stiel der Phalloideen, und Andere, von denen später die Rede sein wird. Untersucht man solche Gewebe jedoch genauer, und verfolgt man besonders ihre Entwickelungsgeschichte, so zeigt sich aufs deutlichste, dass sie aus Pilzfäden entstehen und bestehen und dass sie ihre scheinbar parenchymatische Structur nur der festen Vereinigung der Hyphen, der Gestalt, Ausdehnung und Verschiebung ihrer Gliederzellen verdanken. Das Parenchym der Cormophyten, der Fucoideen, Florideen u. s. w. entsteht durch Zelltheilungen, bei denen die successive entstehenden Scheidewände abwechselnd nach drei oder zwei Raumdimensionen gerichtet sind (Zellkörper, Zellflächen Nägeli). Die Pilzfäden sind nach dem Angegebenen durchweg Zelllinien; Theilungen, welche Zellflächen und Zellkörper produciren, kommen nur bei gewissen Reproductionsorganen, nie im Thallus der Pilze vor. Es ist daher vom anatomischen Gesichtspunkte aus nothwendig, die parenchymähnlichen Gewebe der Pilze von dem eigentlichen Parenchym wohl zu unterscheiden, und will man für sie einen besonderen Namen haben, so wird die Bezeichnung als Scheinparenchym oder Pseudoparenchym passend sein.

Die in Vorstehendem dargestellte Anschauung über die Structur und das Wachsthum des Pilzthallus ist schon in Ehrenbergs Epistola de Mycetogenesi (Nov. Act. Ac. Nat. cur. tom. X) bestimmt angedeutet. Klar ausgesprochen findet sie sich in Vittadini's Monogr. Lycoperdineorum (1841) in Mém. Acad. Turin. Ser. II, Tom. V, p. 146. Die Ansichten Späterer (Montagne, Esquisse organographique etc. sur les champignons, Paris 1841, deutsch Prag 1844. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. II. p. 34) deuten ähnliches an. Vollständiger begründet und durchgeführt konnte sie erst durch neuere anatomische Untersuchungen werden, zu welchen Bonorden und Schacht den hauptsächlichsten Anstoss und die ersten bedeutenderen Materialien geliefert haben. Vgl. Bonorden, Allgem. Mycologie. Stuttg. 1851. Schacht, die Pflanzenzelle, p. 134—150. de Bary, Unters. üb. d. Brandpilze, p. 87.

Was die vereinzelten oben angedeuteten Ausnahmsfälle von Pilzen, welche nicht aus Hyphen des beschriebenen Baues bestehen, anlangt, so gehören zu denselben erstlich die sogenannten Hefepilze (Hormiscium, Cryptococcus, Torula ex parte auct.), Organismen, welche aus ovalen, rundlichen, länglichen Zellen bestehen, die zu verzweigten rosenkranzförmigen Reihen locker verbunden sind und sich durch eigenthümliche, im 4ten Capitel näher zu beschreibende Sprossung vermehren. Die Art ihrer Vermehrung stimmt mit der Bildungsweise der Reproductionsorgane vieler typischer Pilze überein, und es ist, wie im 5ten Capitel gezeigt werden wird, noch fraglich, ob diese Organismen für sich eigene Arten repräsentiren, oder ob sie nichts weiter als eben Reproductionsorgane typischer Pilze sind.

Zweitens sind hier zu nennen die von A. Braun entdeckten Chytridieen, Organismen, welche mit den Pilzen in ihrem physiologischen Verhalten übereinstimmen, in morphologisher Beziehung aber als eine besondere, von den typischen Pilzen verschiedene Ordnung zu betrachten sind, wenn sie auch Anknüpfungspunkte an jene darbieten. Sie bestehen aus einer nahezu isodiametrischen, je nach den Arten verschieden gestalteten Zelle, welche, nachdem sie eine bestimmte Grösse erreicht hat, zum Reproductionsorgane wird, und entweder ganz glatt umschrieben, ohne alle Fortsätze ist, oder fadenförmige wurzelähnliche Fortsätze aussendet. Letztere sind entweder von solcher Zartheit, dass sie keinerlei Structur erkennen lassen; in anderen Fällen zeigen sie den Bau von Pilzfäden. (Die Litteratur über die Chytridieen ist im 7ten Capitel angegeben und mit Hülfe des Registers zu finden.)

Drittens endlich ist eine Gruppe von Organismen den Pilzen angereiht und von Nägeli (Verhandl. d. Naturforschervers. zu Bonn) als Schizomyceten bezeichnet worden, welche, morphologisch betrachtet, von den Pilzen auszuschliessen und den Oscillarieen an die Seite zu stellen sind, wenn auch ihr Vegetationsprocess dem der Pilze gleich ist. Sie bestehen aus Zellen von rundlicher oder kurz cylindrischer Form, die sich durch fortwährende Zweitheilung vermehren und entweder frei, oder zu Reihen oder kleinen Körpern vereinigt sind, die an allen Punkten gleichmässig durch Zelltheilung wachsen. Hierher gehören die in Beziehung auf ihre Organisation noch höchst ungenügend bekannten, meist überaus kleinen Formen, welche mit den Gattungsnamen Vibrio, Bacterium, Zoogloea Cohn. Nosema Näg. Sarcina u. s. w. bezeichnet, theilweise auch noch dem Thierreiche zugezählt werden.

Bei den typischen Pilzfäden ist die Gestalt der Zellen sehr mannigfaltig, meistens wohl, und besonders in jugendlichen Zuständen, mehr oder minder lang cylindrisch. Die einzelnen Formen hier aufzuzählen wäre zwecklos.

Bau und Wachsthum der Zellen des Pilzthallus stimmen im Allgemeinen mit den für die Pflanzenzelle überhaupt bekannten überein.

Die Zellenmembran bleibt bei denjenigen Pilzen, welche schnell wachsen und im erwachsenen Zustande nur kurze Lebensdauer haben, in der Regel stets zart, structurlos, ohne merkliche secundäre Verdickung. Zahlreiche Fadenpilze und die meisten fleischigen Schwämme liefern hierfür Beispiele. Zufällige Verlangsamung der Grössenzunahme kann aber auch hier eine beträchtliche Membranverdickung zur Folge haben, wie Coemans bei Pilobolus gezeigt hat. Die Zellenwand vieler holziger und lederartiger Schwämme, zumal Gastromyceten und Hymenomyceten (Polyporus, Thelephora u. s. f.) ist oft schon in der Jugend relativ dick, im erwachsenen Zustande nicht selten gewaltig, selbst bis zum Verschwinden des Lumens, verdickt. So haben z. B. die Fäden der Hutsubstanz von Polyporus fomentarius, von Crucibulum vulgare (Sachs, Bot. Ztg. 1855) und viele andere stellenweise das Ansehen solider Cylinder, während sie an anderen Punkten mit deutlicher Höhlung versehen sind. Die verdickten Zellwände sind entweder fest, spröde oder biegsam, oder aber gallertartig weich. Bei geringer Verdickung, wie an den Seitenwänden vieler Fadenpilze (Dematieen, Botrytis cinerea, Peronospora) ist die Membran in der Regel homogen, ungeschichtet, selbst die Querwände sind meistens nicht oder nur schwer in zwei Lamellen trennbar. Stark verdickte Zellwände zeigen dagegen oft sehr deutliche Schichtung, entweder ohne Weiteres oder nach Einwirkung von Reagentien, welche Quellung bewirken, wie Kalilösung, Schulze'sche Mischung, Schwefelsäure. So besonders die Hyphen und fruchttragenden Zweige von Cystopus, die Zellen der festen Rindensubstanz von Rhizomorpha subterranea, die zuweilen vorkommenden verdickten Membranen von Pilobolus (Coemans). Die Zellenhäute vieler trockener, dauernder Pilzgewebe (Polyporus zonatus, P. versicolor, Daedalea, Trametes Pini, Lenzites betulina, die derberen Fäden von Thelephora hirsuta, die Capillitiumfäden von Bovista plumbea, Geaster, Tulostoma und viele andere) lassen oft wenigstens zwei Schichten deutlich unterscheiden, eine äussere, festere, oft lebhafter gefärbte und eine innere weichere, hellere. Auch künstlich, wie durch Kochen mit Kali, ist eine weitere Schichtung hier meistens nicht sichtbar zu machen; doch gelingt dies oft bei den Hyphen der älteren Hutsubstanz von Polyporus officinalis. An dieser sieht man im Wasser eine äussere dünne, anscheinend feste und eine innere, sehr dicke, offenbar weiche Lage. Beim Erwärmen mit Kalilösung wird die äussere Schicht nicht merklich verändert; die innere quillt stark auf, so dass sie an den Enden von Bruchstücken oft tropfenartig aus der äusseren hervortritt, und sondert sich dabei oft in zahlreiche zarte Schichten.

Sehr schöne Schichtung zeigen besonders viele Pilzzellen mit gallertiger, in Wasser stark quellbarer Membran. Bei Geaster hygrometricus hat sie Tulasne (Ann. sc. nat. 2 Sér. XVIII.) schon vor 20 Jahren abgebildet. Die innere Schicht der sternförmig aufreissenden äusseren Peridie dieses Pilzes besteht aus geraden, gleichhohen, dicht aneinandergedrängten Fäden, welche unter einander parallel und auf der äusseren Schichte senkrecht stehen. Sie haben eine

dicke, im trockenenen Zustande knorpelharte, im Wasser zu zäh-gelatinöser Consistenz aufquellende Membran, welche auf Querschnitten drei bis fünf Schichten von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen zeigt. Mit den äussersten Schichten stossen die Fäden fest aneinander, ihre Grenzlinien bilden auf dem Querschnitte ein scharf gezeichnetes Netz. An alten Exemplaren ist diese Structur oft verwischt.

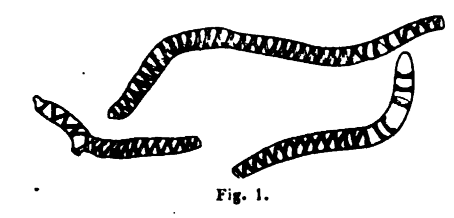
Ganz ähnlich der beschriebenen Schichte von Geaster ist das trocken knorpelige, im Wasser gallertig quellende Gewebe anderer Pilze beschaffen. Die Wand der Kammern von Hysterangium clathroides (Tulasne, fungi hypog.), die innere Substanz vieler Sclerotien, z. B. der schwarzrindigen Peziza-Sclerotien (Scl. compactum, varium, durum Auct.), des Scl. complanatum und Anderer, erscheint bei der mikroskopischen Untersuchung auf den ersten Blick aus einem ziemlich lockeren Geflecht dünner Fäden gebildet, welche einer homogenen durchsichtigen Gallerte eingebettet sind. Die Fäden sehen aus wie enge, in die Gallerte gebohrte Kanäle, deren jeder eine dünne, glänzende, wenig quellbare Membran besitzt. Dünne Durchschnitte, oder Behandlung der Präparate mit Alkohol zeigen, dass die durchsichtige Gallerte keineswegs eine homogene structurlose Masse darstellt. Vielmehr besteht sie aus ebensovielen durchsichtigen Gallertscheiden, als Fäden vorhanden sind, und diese Scheiden stehen zwar allenthalben in inniger Berührung mit einander, die Grenzen der einzelnen sind jedoch auf geeigneten Präparaten sehr deutlich als zarte Linien erkennbar. Somit besteht die Wand des einzelnen Fadens aus zwei Lagen, der gelatinösen durchsichtigen Scheide und der dünnen glänzenden Haut, welche das Lumen unmittelbar umgibt. Beide Theile sind oft durch eine scharfe Linie von einander getrennt, sehr häufig aber auch — und dies beweist, dass sie zusammengehörige Theile e i n e s Ganzen sind — fliessen sie ganz allmählich in einander über. Bei Scl. durum sah ich die innere glänzende Lage durch Erwärmen in Kalilösung meistens in zwei scharf getrennte Schichten zerfallen.

Der untere Theil (Stiel) der ästigen Körper von Calocera viscosa besteht aus Hyphen, welche alle der Längsachse des Pilzes nahezu parallel verlaufen. Dünne Querschnitte durch den Stiel geben daher die kreisförmigen oder polygonalen Durchschnitte der einzelnen Zellen. Die äusserste der drei concentrischen Gewebeschichten, aus welchen der Stiel besteht, ist im frischen Zustand von klebrig-gallertartiger Beschaffenheit, sie wird von dünnen, derbwandigen Fäden gebildet, welche auf den ersten Blick einer weichen, homogenen Gallerte eingebettet sind. Macht man aber dünne Querschnitte durch den eingetrockneten Stiel und lässt dieselben alsdann langsam in Wasser aufquellen, so erkennt man auch hier, dass die Gallerte aus ebensovielen gelatinösen, einander allenthalben innig berührenden Membranschichten gebildet wird, als Fäden vorhanden sind. Längere Einwirkung von Wasser lässt die zarten Grenzlinien der Scheiden vollständig verschwinden, diese in eine homogene Masse verfliessen.

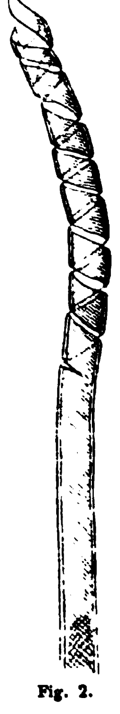
Die oben beschriebenen Fälle zeigen einerseits das Vorkommen von Schichten verschiedener Dichtigkeit und Quellbarkeit an verdickten Zellmembranen, andrerseits folgt aus den mitgetheilten Thatsachen, dass die scheinbar homogene Zwischensubstanz zwischen den Hyphen der bezeichneten Pilze, gleich der Pseudointercellularsubstanz vieler Fucoideen, Florideen u. s. w., nicht als eine von der Zellmembran differente homogen ausgeschiedene Intercellularsubstanz

zu betrachten, sondern durch die innige Berührung und theilweise Verschmelzung der äusseren gallertigen Verdickungsschichten sämmtlicher Fäden zu Stande gebracht ist.

Sehr viele Pilzgewebe (Melanogaster, Tremella, Exidia, Guepinia, Dacryomyces, Bulgaria, Thelephora mesenterica, Mitremyces, Cyttaria, Panus stypticus, die Peridien der Phalloideen, die jugendlichen Nidularieen, die zerfliesslichen Körper von Ceratium, die Oberfläche vieler Hymenomyceten, z. B. Agaricus Mycena Sect. glutinipedes Fr., Amanita muscaria, Boletus luteus und viele andere) haben gallertige Beschaffenheit und stimmen, was ihren Bau betrifft, mit den beschriebenen Geweben von Calocera, Hysterangium u. s. w. überein, nur dass die interstitielle Gallerte meist wirklich als eine homogene Masse erscheint und bis jetzt nicht in den einzelnen Fäden angehörige Theile hat zerlegt werden können. Vielleicht gelingt dies noch bei manchen hierhergehörigen Formen. Nach den mitgetheilten Beobachtungen bei Calocera, und bei der nahen Verwandtschaft und sonstigen Uebereinstimmung des Baues, welche zwischen Calocera, Guepinia, Tremella, zwischen Hysterangium, Phallus u. s. w. vorhanden ist, scheint es aber jedenfalls gerechtfertigt, die homogene Gallerte aller der erwähnten Pilze für nichts anderes als ein Product der Verschmelzung weicher, gallertartiger Verdickungsschichten der Zellmembranen zu halten. Auch H. Hoffmann deutet diese Ansicht an, wenn er (Icon. analyt. fung. p. 12, 25) die Gallerte in der Hutoberfläche fleischiger Hymenomyceten als ein Verflüssigungsproduct der Membran bezeichnet. Für die sämmtlichen oben besprochenen Gewebe werde ich in den späteren Abschnitten die Ausdrücke Gallertgewebe oder Gallertfilz gebrauchen.


Fig. 1.

Bei sämmtlichen Gallertmembranen und den meisten anderen gehen die Verdickungschichten ununterbrochen über die ganze Zellwand. Faserförmige Verdickungen und Tüpfel sind selten, doch finden sich auch für ihr Vorkommen Beispiele.


Fig. 2.

Die spindelförmigen, zwischen den reifen Sporen von Batarrea zerstreuten (Capillitium-) Zellen zeigen, wie Berkeley zuerst angab (Hookers Journ. Vol. II, 1843, auch Introd. to crypt. Bot. p. 8, 343) zierliche Spiral- und Ringfasern (Fig. 1). Die Wand der Capillitiumröhren von Podaxon carcinomatis L. (Berkeley, Hookers Journ. Vol. IV, p. 292) zeigt, vielen Holzzellen ähnlich, eine zarte spiralige Streifung, und zerreisst leicht in der Richtung der Streifen zu einem spiraligen Bande (Fig. 2).

Zarte Tüpfel finden sich an den Capillitiumfasern von wie es scheint allen Lycoperdonarten (z. B. L. pusillum, L. Bovista, L. giganteum); sie fehlen dagegen an den gleichnamigen Organen

Fig. 1. Capillitiumzellen von Batarrea Steveni Fr., 390fach vergr.
Fig. 2. Podaxon carcinomatis L. Stück einer Capillitiumröhre, 390mal vergr. Nach Exemplaren aus dem Kunze'schen Herbar in Leipzig.

anderer verwandter Genera (Tulostoma, Bovista, Geaster etc.). Die dicken, aus zwei halblinsenförmigen Lamellen bestehenden Querwände von Dactylium macrosporum Fr. zeigen in ihrer Mitte einen grossen Tüpfel, in ganz ähnlicher Weise wie die Querwände von fadenförmigen Florideen, z. B. Callithamnion (Fig. 3).

Bei anderen Fadenpilzen fand ich derartige Tüpfel nicht, ihre Querwände sind meist zart, manchmal, z. B. bei Botrytis cinerea, scheinen dieselben allerdings in der Mitte dünner als am Rande zu sein.

Die angeführten, zum Theil längst bekannten Thatsachen zeigen, dass die Zellwand der Pilze keineswegs allgemein so ungleich einfacher als z. B. die der Algen gebaut ist, wie man nach ganz neuen Angaben (Schacht, Lehrb. Anat. Physiol. I, 158) glauben sollte. Dass die Structur der Membran wenig in die Augen fällt, hat seinen Grund wohl vielfach in der geringen Breite derjenigen Pilzzellen, welche verdickte Wände haben.

Was die stoffliche Zusammensetzung der Zellmembran betrifft, so haben die Analysen in einer Reihe von Fällen (Polyporus igniarius, Agarius campestris [Payen], Polyporus officinalis [Fromberg], Polyporus fomentarius, Daedalea quercina [Schossberger und Döpping]) das übereinstimmende Resultat ergeben, dass sie, nach gehöriger Reinigung, die elementare Zusammensetzung der Cellulose zeigt. A. Kaiser hat dies noch neuerdings für Amanita muscaria bestätigt. Braconot's Fungin ist Cellulose mit fremden Beimengungen. Die characteristischen Reactionen der Cellulose gegen Jod zeigt auch die nicht gefärbte und nicht verdickte Cellulosemembran der meisten Pilze nicht, auch nicht wenn sie mit Kali oder der Schulze'schen Mischung behandelt worden ist. Sie wird durch Jod, Chlorzinkjod, Jod und Schwefelsäure nicht oder gelb gefärbt, in concentrirter Schwefelsäure quillt sie weit weniger (oft kaum merklich) und wird weit schwieriger zerstört, als typische Cellulose. In Kupferoxydammoniak scheint sie direct nie löslich zu sein. Sie kann füglich als eine besondere Form mit der Bezeichnung Pilzcellulose unterschieden werden. (A. Kaiser fand die Cellulose des Strunkes von Amanita muscaria löslich in Salzsäure.)

Fig. 3.

Die gewöhnliche Celluloseform, welche durch Jod und Schwefelsäure und Chlorzinkjod blau oder violett wird, kommt übrigens einer nicht unbeträchtlichen Zahl von Pilzen zu. So zunächst allen Saprolegnien; sämmtlichen Peronospora- und Cystopus-Arten, dem Protomyces macrosporus Unger. Bei diesen wird die Membran der ganzen Pflanze durch Jod und Schwefelsäure schön und rein blau, nur bei der Peronosp. infestans fand ich öfters (keineswegs immer) die blaue Färbung auf die fruchttragenden Hyphen beschränkt.

Unter den Mucorinen fand ich die jugendlichen Membranen von Mucor Mucedo[1]) und Mucor fusiger Lk. durch Jod und Schwefelsäure blau werdend,

Fig. 3. Dactylium macrosporum Fr. Zellmembranen eines Stückes von einem fruchttragenden Faden, mit zwei alten, stark verdickten und von einem centralen Tüpfel durchsetzten, und, bei *a*, einer jüngeren Querwand. Vergr. ungefähr 300.

1) Ich habe diesen Pilz früher (Bot. Ztg. 1854, pag. 466) mit Rhizopus nigricans Ehr., der durch Jod und Schwefelsäure nicht blau wird, verwechselt.

ältere Membranen färben sich, auch nach Maceration in Kali, nicht mehr. M. macrocarpus C. zeigte nie Blaufärbung. Coemans sah die Membran von Pilobolus, Mucor, Hydrophora, Ascophora durch Chlorzinkjod rosenroth gefärbt. Das Gleiche gibt er für Aspergillus und Polyactis an, wo ich es bis jetzt nicht bestätigen konnte.

Blaue und violette Cellulosefärbung zeigen ferner die Membranen von Anthina pallida, purpurea, flammea. Bei Clavaria juncea beobachtete ich in einer Anzahl von Fällen intensive Violettfärbung, in anderen Fällen war dieselbe nicht hervorzurufen. Andere Clavarien zeigen nur Pilzcellulose.

Hierher gehören vielleicht auch die Beobachtungen von H. Hoffmann, der bestimmte Stellen des Hutes von Amanita phalloides in Jod und Schwefelsäure blau werden und mehrfach, z. B. bei Agaricus metatus, Pilzzellen nach längerer Maceration in Wasser blaue oder violette Jodfärbung annehmen sah. Doch ist es nicht ausser Zweifel, ob diese Erscheinungen die Membran allein oder den Zellinhalt betreffen.

Eigenthümlich verhält sich die Membran junger Hyphen von Syzygites megalocarpus Ehr. In wässeriger Jodlösung nimmt sie sofort lebhaft violettrothe Farbe an; bei Zusatz diluirter oder concentrirter Schwefelsäure wird sie farblos und quillt auf etwa das Doppelte ihrer ursprünglichen Dicke auf. Chlorzinkjod ruft ähnliche, doch mehr braunviolette Färbung hervor wie Jod. Alte Hyphen zeigen keine Färbung mehr. — Aehnliches beobachtete Schacht an den Hyphen eines unbestimmten Pilzes in faulem Eichenholz. Jodlösung und Chlorzinkjod färbten ihn blau — ob aber die Membran allein, oder den Inhalt ist ungewiss —, durch Zusatz von Schwefelsäure verschwand die Farbe. Nach Behandlung mit kochender Kalilösung wurde er durch Jod und Schwefelsäure violettroth. Eine Blaufärbung der Membran durch einfache Jodlösung ohne Schwefelsäure tritt an den Zellen und fadenförmigen Anhängseln der Fruchtbehälter (Perithecien) mehrerer Erysiphe-Arten ein (Tulasne, Ann. sc. nat. 4e Sér. Tom. VI, p. 318).

Ferner werden durch Jod rasch dunkelblau gefärbt die Fäden des Thallus von Polystigma rubrum und fulvum, welcher die Blätter von Prunus-Arten bewohnt. Bei völlig ausgebildeten Exemplaren hat es den Anschein, als seien die Fäden von unregelmässig-stabförmigen, den Zellen derselben fast gleichbreiten Stärkekörnern ausgefüllt; nur schmale nicht blau werdende Querzonen trennen letztere von einander. Die Entwickelungsgeschichte zeigt aber, dass die Amylumreaction einer ungeschichteten Verdickungsmasse der Membran angehört, welche, durch die genannten schmalen Querzonen unterbrochen, einer dünnen äussersten Membranschichte innen angelagert ist, und in den erwachsenen Fäden das ganze Lumen der Zellen ausfüllt.

Hier ist endlich H. v. Mohl's Beobachtung anzuführen, nach welcher bei Septoria Ulmi die gallertartige Masse, die zwischen den papillenförmigen, wahrscheinlich sporenabschnürenden Zellen des Fruchtlagers liegt, durch Jod dunkelblau gefärbt wird.

Was die gallertigen Membranen betrifft, von denen oben die Rede war, so ist ihre elementare Zusammensetzung noch bei keinem Pilze untersucht worden. Ihr Verhalten gegen Reagentien entspricht im Allgemeinen den für die gleichnamigen Substanzen anderer Pflanzen bekannten. Blaufärbung durch Jod habe ich nirgends gefunden. Ein eigenthümliches Verhalten fand ich bei der Gallerte

des schlüpferigen Ueberzugs von Agaricus vulgaris. Während sie in dem Verhalten gegen Wasser und Alkohol mit der von anderen Pilzen übereinstimmt, durch Jod, Salpetersäure, Zucker und Schwefelsäure nicht verändert wird oder höchstens unter Einwirkung von Schwefelsäure etwas schrumpft, bewirkt Kalilösung in weit höherem Grade als Alkohol augenblickliches Zusammenschnurren; ein grösseres Stück der Gallertmasse erhält durch genanntes Reagens rasch das Ansehen einer gerunzelten Haut.

Die Membran älterer Zellen ist, besonders bei den Pilzen von längerer Lebensdauer, sehr oft gefärbt, meistens in verschiedenen Nüancen von Braun, selten anders, z. B. rosenroth bei Dactylium macrosporum, blau bei Peziza cyanoderma m. Die Färbung deutet ohne Zweifel eine Veränderung, eine Verholzung der ursprünglichen Cellulose an. Die so beschaffenen Membranen zeigen meist eine ausserordentliche Resistenz gegen concentrirte Schwefelsäure, sie können in dieser lange Zeit anscheinend ganz unverändert bleiben. Schacht fand, dass das braungefärbte Gewebe von Polyporus igniarius durch mehrmaliges Kochen mit Kali entfärbt wird, und alsdann in Schwefelsäure ebenso wie das jugendliche zerfliesst. In der Schulze'schen Mischung löste sich das ganze Gewebe auf; das nämliche geschah mit den gefärbten Spitzen der Paraphysen von Helvella esculenta.

Ausgedehntere Untersuchungen der verholzten Pilzmembranen fehlen zur Zeit noch.

Ueber die Beschaffenheit der Pilzzellmembran sind, ausser den oben citirten Schriften, zu vergleichen:

Schacht, die Pflanzenzelle, p. 136 ff. Idem, Lehrbuch d. Anat. d. Pfl.

Coemans, Monographie du genre Pilobolus, in Mém. des savants etrang. Acad. Brux. Tom. XXX.

Caspary, Monatsber. der Berliner Academie, Mai 1855.

H. Hoffmann, Bot. Zeitg. 1856, p. 158.

H. v. Mohl, Bot. Zeitg. 1854, p. 771.

de Bary, Unters. über d. Brandpilze. Idem, über Anthina, (Hedwigia, I, 36). Idem, Bot. Ztg. 1854, p. 466.

Bracconot, Ann. de Chimie XII, 172.

Payen, Mémoire sur le développement des végétaux. Mémoires présentes à l'Acad. des sc. de France. Tom. IX (1846) p. 21.

Mulder, Physiol. Chemie, Braunschw. 1844—51, p. 202, 203. (Daselbst die Resultate v. Fromberg.

Schlossberger, Ueber die Natur der Hefe, Ann. d. Chem. u. Pharm. Band 51, p. 206.

Schlossberger u. Döpping, Beitr. z. Kenntn. d. Schwämme. Ibid. Band 52, p. 116.

A. Kaiser, Chem. Unters. des Agaricus muscarius L. Inaugural-Diss. Göttingen 1862.

Ueber das Protoplasma der Pilzzelle sind hier keine Besonderheiten zu berichten. Auch die Besonderheit ist zurückzuweisen, welche Sachs (Bot. Ztg. 1855) angibt, dass nämlich die Spitzen wachsender Hyphen aus einer Masse beständen, in welcher Membran und Inhalt noch nicht gesondert wären. Ich habe in solchen lebhaft wachsenden Spitzen immer nur, wie bei anderen Pflanzen, eine dichte, von einer zarten Membran ringsumgebene Protoplasmamasse gefunden. Vacuolenbildung innerhalb des Protoplasmas findet sich in älteren Zellen der Pilze allgemein und wesentlich in derselben Weise wie bei anderen

Pflanzen. Die Protoplasmastreifen, welche zwischen den Vacuolen liegen, haben bei cylindrischen Pilzzellen oft die Form quergestellter, dünner Plättchen, sie sind daher früherhin nicht selten mit den der Membran angehörenden Querwänden verwechselt worden, von denen sie durch Reagentien leicht unterschieden werden können.

Zellkerne sind in den Zellen des Pilzthallus bis jetzt nicht nachgewiesen. Schachts Angaben über ihr Vorkommen und ihre unendliche Kleinheit sind nicht zuverlässig, weil er in anderen Zellen der Pilze die deutlichen Kerne mit anderen Körpern (Oeltropfen) confundirt. Die Frage nach dem Vorkommen des Zellkerns in dem Pilzthallus ist jedoch um so weniger als abgeschlossen zu betrachten, als er jedenfalls sehr klein muss, und als er neuerdings in den Fortpflanzungszellen der Pilze, wo er lange übersehen war, immer häufiger gefunden wird.

Wässerige Flüssigkeit, Zellsaft sammelt sich mit der Vacuolenbildung innerhalb des Protoplasma an; alte Zellen, zumal fleischiger Pilze, sind von ihr meist fast vollständig ausgefüllt, bis auf eine oft äusserst dünne wandständige Protoplasmaschichte. Die 86, 90 und selbst 94 Procent Wasser, welche Schlossberger und Döpping in der Substanz fleischiger Hymenomyceten fanden, kommen jedenfalls zum grössten Theil auf Rechnung des wässerigen Zellsaftes.

Die Quantität der wässerigen Flüssigkeit kann übrigens, ohne das Leben des Pilzes zu beeinträchtigen, innerhalb weiter Grenzen schwanken. Bei Trockenheit der umgebenden Luft geht eine oft grosse Menge derselben verloren: in Zellen mit fester rigider Membran treten Luftblasen an seine Stelle, zarthäutige collabiren. Reichlichere Wasserzufuhr und Beschränkung der Transpiration stellen die frühere Beschaffenheit und Turgescenz wieder her. Das abwechselnde Turgesciren und Zusammensinken ist besonders bei vielen Hyphomycetenformen (Penicillium, Botrytis u. s. w.) auffallend, deren Zellen im völlig feuchten Zustande straff gespannt und cylindrisch sind, bei spärlicherer Wasserzufuhr aber zu der Form platter, meist um ihre Längsachse gedrehter Bänder collabiren. (Vgl. z. B. Fresenius, Beitr. z. Mycol. Taf. II.)

Von anderen mit dem Mikroskop erkennbaren Inhaltsbestandtheilen haben Schlossberger und Döpping in dem ausgepressten Safte des Cantharellus cibarius Amylumkörnchen gefunden. Es ist anzunehmen, dass diese zufällig von aussen in den Saft gekommen waren, denn weder bei diesem noch irgend einem anderen Pilze hat die histiologische Untersuchung bis jetzt Stärkekörner nachweisen können. Von den scheinbaren Amylumkörnern bei Polystigma war oben die Rede.

Fett, fettes Oel fehlt wohl kaum einem Pilze. Es findet sich in Form gefärbter oder farbloser runder glänzender Tröpfchen von sehr verschiedener Grösse in dem Protoplasma oder dem Zellsafte suspendirt.

Besonders reichlich, die Hauptmasse des Zellinhalts ausmachend, sind Oeltropfen z. B. in dem Thallus von Sphaeria Stigma Hoffm., Sph. discreta Schur., Sph. eutypa Fr., in den Sclerotien von Vermicularia minor Fr. und Claviceps purpurea (Tulasne). Letztere, das Mutterkorn, enthalten nach Winkler über 32 Procent fettes Oel (Jahrb. f. pract. Pharm. Bd. 26, p. 129). Offenbar ist in diesen Fällen das Fett wie in vielen Fortpflanzungszellen als Reservenahrung aufgespeichert.

Farbstoffe. Für die Pilze durchweg characteristisch ist der mit ihrem Ernährungsprocesse im nächsten Zusammenhange stehende Mangel von Chlorophyll und verwandten Pigmenten. Eine grosse Anzahl von Pilzen ist, zumal in der Jugend, ganz farblos. Viele, vielleicht die meisten Färbungen, welche man bei Pilzen wahrnimmt, sind jedenfalls, wie oben angeführt wurde, in der Zellmembran enthalten.

Von den dem Zellinhalt eigenen Pigmenten sind in erster Linie diejenigen zu nennen, welche die orangegelbe bis ziegelrothe Färbung so vieler Pilze — Uredineen, Tremellinen, Thelephora hirsuta, Sphaerobolus, Pilobolus, viele Pezizen, wie P. aurantia, cyanoderma und viele Andere — bedingen. Diese Färbungen rühren von Substanzen her, welche, soweit ich sie prüfen konnte, alle nach ihrer Unlöslichkeit in Wasser, ihrer Löslichkeit in Alkohol und Aether, ihrem Lichtbrechungsvermögen, den Fett- oder harzartigen Körpern zugehören. Sie sind entweder in sehr feiner Vertheilung dem Protoplasma allenthalben beigemengt, so dass sie diesem eine gleichförmige Färbung ertheilen (Uredineen, Pilobolus etc.), oder sie bilden grössere runde Tröpfchen und Körnchen, welche in dem farblosen Protoplasma oder der wässerigen Zellflüssigkeit unregelmässig zerstreut sind. Beiderlei Formen der Vertheilung kommen öfters bei derselben Species (z. B. Uredineen) vor. Dass diese gefärbten Fette verschiedene specielle Eigenschaften haben, geht theils aus den verschiedenen Nüancen des Colorits, theils aus dem verschiedenen Verhalten zu einigen Reagentien hervor.

Die rothgelbe Substanz der Uredineen nimmt[1]) durch Schwefelsäure sofort intensiv blaue Farbe an, welche bald in schmutziges Grün übergeht, und dann rasch bis zur Entfärbung abblasst. Gleiches findet, nach der Angabe von Coemans, bei Pilobolus statt.

Bei den untersuchten orangefarbigen Pezizen, Tremellinen, Thelephora etc. fand ich diese Reaction nicht, die Farbe wird in Schwefelsäure blasser. Auch das schöne rothe Pigment von Polystigma rubrum, Sphaerobolus, nimmt durch die Säure nur eine etwas mehr violettrothe Färbung an.

Eine zweite Reihe von Färbungen wird hervorgebracht durch Pigmente, welche den Pilzzellen eigen sind, und, allem Anscheine nach in klarer wässeriger Lösung sowohl Membran als Inhalt der Zellen gleichmässig durchdringen. Dahin gehören verschiedene färbende Stoffe, welche sich an der Oberfläche fleischiger Schwämme finden, z. B. der scharlachrothe des Fliegenschwammes, der blaugrüne des Agaricus aeruginosus, der gelbe des Boletus luteus; ferner das gelbe Pigment von Sclerotium muscorum, der rothe von Cryptococcus glutinis Fres. (Beitr. z. Mycol. II, p. 80) u. s. w. Auf dünnen Durchschnitten erscheinen diese Pigmente so gleichmässig vertheilt, und oft so blass, dass es mir meist unmöglich war sicher zu entscheiden, ob sie der Membran, dem einen oder anderen Bestandtheile des Inhalts, oder allen gleichmässig angehören.

---

1) Gleich dem rothen Sporeninhalt vieler Algen, wie Vaucheria, Bolbochaete, Sphaeroplea, dem Pigment der Blüthen von Gorteria, Calendula, dem sogen. Augenpunkt von Euglena, Rotiferen u. s. w. Siehe Abhandl. d. Senckenb. Gesellsch. I, p. 92. Bericht der naturf. Ges. Freiburg, 1856, p. 222. — In meinen Unters. über die Brandpilze, p. 26, habe ich die Erscheinung, welche durch SO_3 allein hervorgerufen wird, irrthümlicher Weise der Wirkung von J und SO_3 zugeschrieben.

Die Dürftigkeit dieser Angaben zeigt deutlicher als jede Auseinandersetzung, wie unvollständig unsere Kenntniss der Pilzfarbstoffe ist und wie sehr alle noch genauer untersucht werden müssen.

Von den der Pilzzelle eigenen Pigmenten sind diejenigen zu unterscheiden, welche von dem Pilz unverändert aus dem Substrat aufgenommen werden. Man findet nicht selten den Inhalt von lebenden, normaler Weise farblosen Schimmelpilzen gefärbt, wenn sie Körper bewohnen, die einen löslichen Farbstoff enthalten. (Fresenius, Beitr. p. 80). Ich fand dies z. B. bei Eurotium, Mucor, Rhizopus. Auch den in der Regel farblosen Zellinhalt von Peronospora infestans Mont. fand ich mehrmals lebhaft violettroth, wenn der Pilz auf rothen und blauen Kartoffelknollen wuchs.

Ein sehr auffallendes hierher gehöriges Beispiel stellt die Peziza aeruginosa Fl. dan. dar. Dieser Pilz bewohnt das in Wäldern häufige grünfaule Holz und ist gleich diesem oft lebhaft blaugrün gefärbt. Es wird bis in die neueste Zeit vielfach angegeben, dass das grünfaule Holz durch die in ihm wuchernden Fäden des Pilzes seine Farbe erhalte, allein die Sache verhält sich gerade umgekehrt. Die Zellwände des Holzes selbst besitzen die grüne Färbung, oft ohne dass auf weite Strecken eine Spur von Pilz zwischen ihnen zu finden wäre, wie Gümbel richtig angibt. Man findet das bezeichnete Holz ungleich häufiger ohne die Peziza, als mit derselben. Der Grund der Färbung ist also keinesfalls in dem Vorhandensein des Pilzes, sondern vielmehr in dem Holze selbst, wohl wie Gümbel meint in einer besonderen Art der Verwesung desselben zu suchen. Kommt die Peziza auf solchem Holze vor, was wie gesagt verhältnissmässig selten ist, dann nehmen meist alle Theile derselben den grünen Farbstoff auf, oft in so reichlicher Menge, dass sie dunkler gefärbt sind, als das Holz selbst; und zwar durchdringt das Pigment, soweit ich es unterscheiden konnte, gleichförmig alle Theile der Zellen. Manchmal findet man übrigens einzelne Exemplare von der Peziza in ihrem oberen Theile rein weiss, zwischen anderen, mehr oder minder grün gefärbten. (Vgl. Gümbel, Flora 1858, p. 113. Bley, Archiv f. Pharmacie 1858. Vauquelin, Ann. Mus. hist. nat. Tom. VIII (1806), p. 167).

Es mag hier erlaubt sein, einer streng genommen nicht in die Betrachtung der Farbstoffe gehörigen Erscheinung zu erwähnen. Bekanntlich nimmt das ursprünglich gelbe Fleisch einiger Boleti, zumal des B. luridus, eine blaue Farbe an, sobald es mit der Luft in Berührung kommt. Schönbein hat die Erscheinung näher untersucht und gefunden, dass ein aus dem Pilze durch Alkohol ausziehbarer, wahrscheinlich harzartiger Stoff der an der Luft blau werdende ist. Die Bläuung tritt an der alkoholischen Lösung derselben unter den nämlichen Bedingungen ein, wie das Blauwerden einer Lösung von Guajacharz, und da von letzterem nachgewiesen ist, dass seine Bläuung ihren Grund in einer Verbindung mit ozonisirtem Sauerstoff hat, schliesst Schönbein auf die gleiche Ursache für die Bläuung des Pilzfleisches. Der Alkoholauszug des Boletus wird für sich allein an der Luft nicht blau: es muss daher in dem Pilze noch eine andere Substanz enthalten sein, welche den atmosphärischen Sauerstoff ozonisirt und dann mit dem blauwerdenden Harze eine Verbindung eingehen lässt, ihn an letzteres im Ozonzustande abgibt. Anderweitig nachgewiesene Erscheinungen solcher Art berechtigen zu dieser Vermuthung. In der That wird

Guajactinctur sowohl wie der Alkoholauszug des Boletus sofort blau, wenn sie auf das frische Fleisch einiger sich selbst nicht bläuender Agarici, zumal des A. sanguineus, getröpfelt werden. Der ausgepresste filtrirte wässerige Saft des letzteren erzeugt in den beiden genannten Tincturen sofort blaue Farbe. Aus diesen Erscheinungen ist zu schliessen, dass eine Anzahl fleischiger Pilze einen im Wasser löslichen Körper enthalten, der Sauerstoff absorbirt und denselben in ozonisirtem Zustande in andere Körper abgibt. Die sich bläuenden Boleti enthalten jenen Körper neben einem zweiten harzartigen, der gleich dem Guajacharz durch Ozon blau wird.

Vgl. hierüber Schönbein, Verhandl. d. Naturf. Ges. Basel. 3. Heft. 1856. p. 339. Abhandl. d. K. Baier. Akad. Bd. VII. 1855. Auch Bot. Ztg. 1856. p. 819. Ferner: Bulletin de l'Acad. de Belgique. 2e Sér. Vol. VIII, p. 365 u. 372. — Comptes rendus, 16 Jul. 1860.

Bei der Untersuchung der Pilzgewebe findet man überaus häufig Krystalle, wie schon Schmitz (Linnaea XVI, XVII), Sachs (Bot. Ztg. 1855), Tulasne (Mem. sur les Trémellinées u. Carpol. I, 115), auch Corda (Icon. I, V Doratomyces) für einzelne Fälle angeben. Die Krystalle, welche ich chemisch untersuchte (ich habe sie in der unten folgenden Aufzählung mit (*) bezeichnet), sind unlöslich in Essigsäure, lösen sich ohne Gasentwickelung in Salzsäure und Schwefelsäure, in letzterer unter reichlichem Anschiessen von Gypsnadeln; sie behalten beim Glühen ihre Form und lösen sich nach demselben in Essigsäure wie in Mineralsäuren unter lebhafter Gas- (Kohlensäure-) Entwickelung. Sie müssen hiernach aus oxalsauerm Kalk bestehen. Für andere, bis jetzt nicht analysirte Fälle (sie sind in der folgenden Aufzählung ohne (*)) ist die gleiche Zusammensetzung der Krystalle nach der Form und dem Vorkommen anzunehmen.

Im Innern von Zellen fand ich die Krystalle bis jetzt nur bei zwei Pilzen. Bei Russula adusta kommen kleine stabförmige Krystallchen hie und da in den blasigen Zellen des Stieles und Hutes vor. An den schmalen cylindrischen Fäden des Myceliums von Phallus caninus (*) (vgl. meine Beitr. z. Morph. d. Pilze I.) finden sich einzelne zu grossen kugeligen oder flaschenförmigen Blasen erweiterte Zellen, welche fast ausgefüllt sind von einer grossen, aus oxalsauerm Kalk bestehenden glänzenden Kugel, die ein strahlig krystallinisches Gefüge besitzt (Fig. 1).

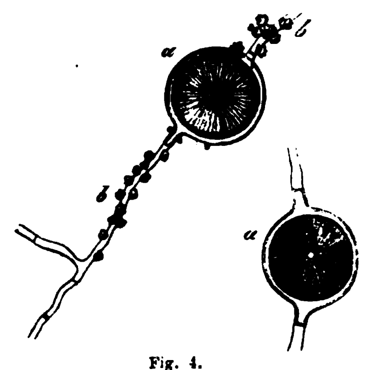


Fig. 1.

Meistens findet sich der oxalsaure Kalk auf der Aussenfläche der Pilze oder in den Interstitien ihres Gewebes, und zwar vorzugsweise in jugendlichen Entwickelungsstadien, an alten Exemplaren ist er oft wenigstens schwieriger aufzufinden. Er tritt auf entweder in Form regel-

Fig. 1. Hyphen von der Oberfläche eines Myceliumstranges des Phallus caninus, 390fach vergr. a Blasenförmige von einer krystallinischen Kugel oxalsauern Kalks (erfüllte Zellen. b unregelmässige kleine Drusen dieses Salzes, der Aussenfläche der Hyphen aufsitzend.

mässiger Quadratoctaeder, oder, am häufigsten, unregelmässiger Drusen oder Nadeln oder eckiger Körnchen.

Beispiele für sein Vorkommen, sowohl auf der Aussenfläche als in den Interstitien zwischen den Hyphen, liefern zunächst viele Mycelien, die ihre weisse Farbe zum Theil jedenfalls dem Kalke verdanken. Nadeln verschiedener Grösse finden sich reichlich auf dem Mycelium von Agaricus aeruginosus (*), A. campestris (*); die freien Hyphen desselben sind von den Krystallen oft wie von Stacheln oder Härchen bedeckt (Fig. 5). Unregelmässige Drusen, Körnchen, selten Octaeder auf und in den Mycelien von Hypochnus centrifugus Tul. (*), Agaricus nebularis (*), praecox (*), dryophilus (*), Phallus caninus (*) (vgl. Fig. 4), Ph. impudicus, Sphaerobolus stellatus (*), Clathrus cancellatus (*) (auch Stäbchen). Auch in den halberwachsenen Trieben von Rhizomorpha subcorticalis liegen oft zahlreiche interstitielle Octaeder und Drusen.

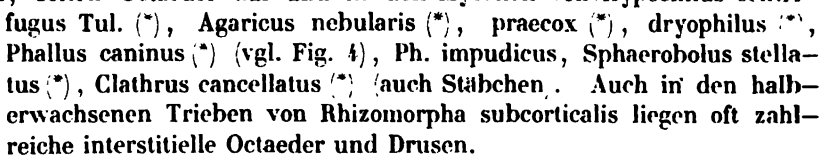
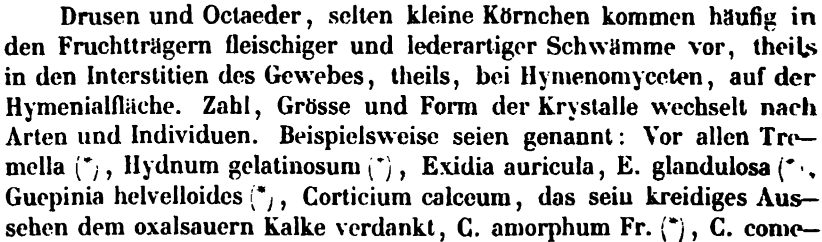




Fig. 5.

Drusen und Octaeder, selten kleine Körnchen kommen häufig in den Fruchtträgern fleischiger und lederartiger Schwämme vor, theils in den Interstitien des Gewebes, theils, bei Hymenomyceten, auf der Hymenialfläche. Zahl, Grösse und Form der Krystalle wechselt nach Arten und Individuen. Beispielsweise seien genannt: Vor allen Tremella (*), Hydnum gelatinosum (*), Exidia auricula, E. glandulosa (*), Guepinia helvelloides (*), Corticium calceum, das sein kreidiges Aussehen dem oxalsauern Kalke verdankt, C. amorphum Fr. (*), C. comedens, Thelephora hirsuta (*), rubiginosa, incarnata; Stiel und Hut von Agaricus praecox, dryophilus, vulgaris, campestris, Coprinus micaceus; Lenzites; Nyctalis asterophora. Ferner: Innere Peridie von Cyathus und Crucibulum (Octaeder, nach Schmitz und Sachs), Stiel von Tulostoma mammosum (*); Geaster mammosus hat zahlreiche Octaeder und Drusen zwischen den reifen Sporen. Ferner Stiel und Cupula von Peziza tuberosa (*), Sclerotiorum (*), Fuckeliana; Stiel von Xylaria bulbosa (*), X. Hypoxylon.



Das Vorkommen des oxalsauern Kalkes dürfte hiernach unter den Pilzen sehr verbreitet sein. Vermisst habe ich denselben bis jetzt bei allen Hyphomycetenformen, Lycoperdon- und Bovista-Arten.

Eine ausführliche Zusammenstellung der chemischen Analysen von Pilzen wird der Leser hier nicht suchen. Es ist in dieser Beziehung auf die chemische Litteratur zu verweisen, zumal auf Rochleders Phytochemie, die oben citirten Aufsätze Schlossbergers und die Dissertation von A. Kaiser (siehe S. 9). Einzelnes hierher gehörige wird in der dritten Abtheilung dieser Arbeit noch zu erwähnen sein.

Was die Art der Zellentheilung anlangt, so ist hier nur hervorzuheben, dass sie bei den Pilzen in derselben Weise erfolgt, wie bei den übrigen Pflanzen (de Bary, Bot. Ztg. 1854, 429. Champ. paras. Coemans, Monogr. Pilobolus). Es ist diese Bemerkung nicht überflüssig gegenüber der irrigen Angabe von Reisseck, nach welcher die zwischen Vacuolen querstehenden Protoplasmaplättchen direct zu Cellulosequerwänden erhärten sollen. (Vgl. Bot. Ztg. 1853,

Fig. 5. Hyphenende vom Mycelium des Agaricus campestris, mit kleinen stabförmigen Krystallen oxalsauern Kalks bedeckt. Vergr. ungefähr 390.

337.) Eigenthümlich ist die Erscheinung, dass bei dem zierlichen Botryosporium pulchrum Corda's die Querwände der gabelig getheilten Hauptfäden immer in der Mitte offen bleiben..

Auch in den Hyphen derjenigen Pilze, deren Thallus typisch einzellig, d. h. eine schlauchförmige verästelte Zelle ist (Mucorinen, Saprolegnieen, Peronosporeen) beobachtet man nicht selten mehr oder minder zahlreiche, unregelmässig geordnete Querwände, theils im Alter, theils bei einzelnen zumal öfters (Peronosp. infestans) bei besonders üppigen Individuen.

Die Verzweigung der Hyphen geschieht in selteneren Fällen durch Zwei- oder Dreigabelung der jugendlichen, wachsenden Spitze (Botryosporium, Peronosporae Spec. Syzygites); in der Regel durch ächte, unterhalb des Vegetationspunktes auftretende Astbildung. Von den nach Arten sehr mannigfaltigen Formen der Zweige sind hier die Bildungen zu erwähnen, welche Hoffmann Schnallenzellen, schnallenförmige Ausstülpungen, genannt hat. Sie finden sich sehr häufig, zumal bei Agaricinen, Typhula, Hypochnus, Hymenogaster, Tuber, Peziza Sclerotiorum (vgl. Hoffmann, Bot. Ztg. 1856, p. 156. Schacht, Pflanzenzelle, Taf. VI, 13. Tulasne, Carpol. I, 115. Bail, Hedwigia I, 96, 98. de Bary, Bot. Ztg. 1859, p. 386 etc.). Sie kommen nur an septirten Hyphen vor und sind kleine, dem Querdurchmesser des Fadens etwa gleichgrosse Zellen oder Ausstülpungen, von meist unregelmässig halbkugeliger Form, welche aussen an den Querwänden dem Faden fest angedrückt und so gestellt sind, dass ihre Berührungsfläche von der Querwand in der Mitte rechtwinkelig geschnitten wird. Sie entstehen, indem sich eine der in der Querwand zusammenstossenden Zellen dicht neben dieser wie zur Zweigbildung aussackt; die Aussackung drückt sich mit der einen Seite an den Rand der Querwand und an die jenseits dieser gelegene Zelle fest an und hört bald auf sich zu vergrössern. Entweder bleibt es hierbei, die Aussackung verbleibt in offener Communication mit der Zelle, aus welcher sie entstanden ist (so z. B. stets bei Hypochnus centrifugus Tul.); oder die Aussackung trennt sich von ihrer Mutterzelle durch eine Scheidewand, welche ziemlich genau in der Ebene der Seitenwand des Fadens liegt, und sitzt letzterem dann als besondere kleine Zelle auf, wie eine Schnalle auf einem Band. Uebergänge dieser Schnallenbildungen in verlängerte abstehende Zweige sind nicht selten. Auch kommt es vor, dass die Aussackungen von ihrer Ursprungsstelle an erst eine kurze Strecke nach aussen wachsen und dann in einem Bogen nach der jenseits der Querwand gelegenen Zelle umbiegen, um mit ihrer Spitze der letzteren fest anzuwachsen. Sie bilden somit an der Aussenfläche des Fadens ein kleines Oehr. Auch die von Tulasne und Sachs erwähnten Anschwellungen an den Hyphen des Funiculus der Nidu-

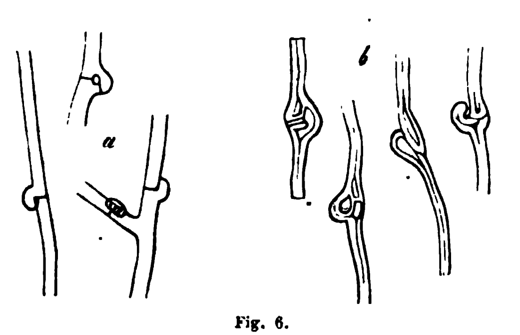


Fig. 6.

Fig. 6. Schnallenförmige Ausstülpungen. *a* Vom Mycelium des Hypochnus centrifugus Tul., Vergr. 390. *b* Vom Funiculus des Cyathus striatus, Vergr. etwa 720.

larieen sind solche Schnallenbildungen. Ihr eigenthümliches Aussehen hat seinen Grund theils in ihrer beträchtlichen relativen Dicke, theils darin, dass die Wand der Hyphen grösstentheils bis zum Verschwinden des Lumens verdickt ist, letzteres aber in den erweiterten Zellenden und Schnallenfortsätzen plötzlich sichtbar wird. Vgl. Fig. 6.

Die Verbindung der Hyphen untereinander zu den zusammengesetzten Pilzkörpern kommt meistens dadurch zu Stande, dass sie miteinander verflochten sind, je nach der einzelnen Species in verschiedener Richtung und mit verschiedener Dichtheit des Geflechtes; locker verflochten, mit weiten meist luftführenden Interstitien sind die Hyphen der »flockigen, filzigen« Gewebe (Zunderschwamm, Daedalea, Stiel und Hut der Amaniten etc.), fast bis zum Verschwinden jeglicher Intercellularräume in den festen, oft horn- und holzharten Geweben, wie z. B. der schwarzen Rinde der trockenen Pyrenomyceten, der Tuberaceen, vieler Sclerotien etc. Von der zufälligen lockeren Verflechtung gesellig wachsender Hyphomyceten bis zu der, welche die Hyphen der festen, bestimmt geformten Pilze zeigen, sind alle Zwischenstufen zu finden: manchmal kommen selbst die verschiedensten Abstufungen bei ein und derselben Species vor, wie besonders bei Penicillium glaucum, welches als ganz einfacher unscheinbarer Hyphomycet seine vollständige Entwickelung durchmachen kann, oder, auf der Oberfläche von Flüssigkeiten, seine Hyphen zu festen Häuten verflechten, die sich wie ein Tuch abheben und aufrollen lassen, oder endlich aufrechte, bis zu 2 und 3 Millim. hohe, in ein fruchttragendes Köpfchen endigende Körper bildet, die von Link den besondern Namen Coremium glaucum erhalten haben. (S. Berkeley, Crypt. Bot. 370. Hoffmann, Bot. Ztg. 1860, p. 43. Tulasne, Fung. Carpol. 103, 227.)

Bei parallelem Verlaufe der Hyphen, wie z. B. im Stiele von Agaricus Mycena, Coprinus u. s. f. wird die Verbindung durch Verklebung oder Verwachsung der Membranen zu Stande gebracht; und auf dieselbe Weise wird sie in den Geflechten oft bedeutend befestigt. In harten Geweben, z. B. der Rindensubstanz vieler nichtfleischiger Pilze, sind die Aussenflächen der Hyphen oft untrennbar aneinander gewachsen, oder durch einen schmalen Streif homogener fester Substanz verklebt: in fleischigen Pilzen ist oft eine in Wasser erweichende und eine künstliche Trennung der Hyphen ermöglichende Zwischensubstanz vorhanden. In wieweit dieselbe als ein Secret der Hyphen (Intercellularsubstanz), oder als Theil der Zellmembran selbst zu betrachten sei, lasse ich unentschieden, doch scheint mir kein Grund vorzuliegen sie anders, als die Bindesubstanz der Gewebe höherer Pflanzen zu deuten.

Von den gallertartigen Geweben ist schon oben ausführlich die Rede gewesen.

Auch bei gesellig wachsenden Hyphomyceten ist eine feste Verklebung der Aussenflächen ursprünglich freier Hyphen nicht selten; meistens kommt sie so zu Stande, dass kurze Zweige eines Fadens gegen den anderen wachsen, und ihre Enden diesem fest anlegen und ankleben.

Hier schliesst sich endlich eine Form der Verbindung an, die als Verschmelzung bezeichnet sein möge, da der oft für sie gebrauchte Ausdruck Copulation darum unpassend ist, weil er nur das Verschmelzen zweier Zellen zum Zwecke bestimmter Fruchtbildungen bedeutet. Der Vorgang besteht darin,

dass die Seitenwand oder das Ende eines Fadens sich fest an einen anderen anlegt, die Membran beider an der Berührungsstelle schwindet, und die Lumina der beiden verbundenen Zellen somit zu einem einzigen vereinigt werden. Diese Verschmelzung kann man häufig zwischen den Fäden gesellig wachsender Hyphomyceten beobachten, besonders solchen, welche erst frisch aus den Keimen entstanden sind. Oft vereinigen sich viele derselben zu einem einzigen, netzförmigen Faden oder Schlauch. Aeltere, parallel laufende Hyphen treiben oft Zweige senkrecht gegeneinander, und verschmelzen mittelst dieser zu Hförmigen Figuren. (Vergl. unten Fig. 60).

Es liegt nahe anzunehmen, dass die Hförmigen Verbindungen der Hyphen, welche man im Innern des Gewebes zusammengesetzter, zumal fleischiger Pilze findet, wenigstens oft solche Verschmelzungsproducte sind. Der Verschmelzungen und Hförmigen Verbindungen geschieht mehrfach Erwähnung von Tulasne, Hoffmann (Icon. anal.) und schon Morren (Bullet. Acad. Brux. VI. (1839) p. 39).

Capitel 2.

Bau des Thallus. Mycelium.

Jede einigermassen sorgfältige Betrachtung zeigt, dass sich der Thallus fast sämmtlicher typischer Pilze aus zwei Hauptgliedern zusammensetzt. Erstlich einem in oder auf dem Substrate verbreiteten, Nahrung aufnehmenden und aufspeichernden Theile, welcher seit Trattinick (Fung. austriac. 1805) mit dem Namen Mycelium allgemein bezeichnet wird, von Necker, der sich wunderbare Vorstellungen über seine Entstehung machte, Carcithium, von Heyne und Ehrenberg Rhizopodium genannt wurde. (Necker, Traité sur la mycetologie, 1783. Ehrenberg, Epist. de Mycetogenesi. Nov. Act. Acad. L. C. Tom. X, 1821).

Das Mycelium ist immer der aus den Keimen zuerst entwickelte Theil des Thallus. Von ihm entspringen dann zweitens die Fruchtträger (Encarpium Trattinick, Receptaculum Léveillé), Körper, welche die Fortpflanzungsorgane tragen. Das Mycelium vermag ihrer bei gehöriger Ernährung oft eine grosse Zahl zu bilden.

Der Fruchtträger ist in den meisten Fällen der weitaus auffallendste Theil des Thallus; so sehr, dass er vielfach für den ganzen Pilz genommen wurde und im gewöhnlichen Leben noch genommen wird, wie z. B. bei den gestielt schirmförmigen »Schwämmen«. Sein früherhin oft übersehener Ursprung aus einem Mycelium ist jedoch gegenwärtig allgemein nachgewiesen; nur die oben als zweifelhaft bezeichneten Hefepilze haben bis jetzt ein Mycelium nicht mit Sicherheit auffinden lassen.

Bei wenigen einfachen Pilzen fehlt die Gliederung in Fruchtträger und Mycelium, die Fortpflanzungsorgane (z. B. die Asci von Protomyces, die Geschlechtsorgane der Peronosporeen) sitzen dem Mycelium unmittelbar an.

Ausser der bezeichneten Verschiedenheit ihrer Function unterscheiden sich Mycelium und Fruchtträger in der Regel durch die Art ihres Wachsthums. Die Mycelien pflegen, hinreichende Ernährung vorausgesetzt, ein unbegrenztes peri-

pherisches oder Spitzenwachsthum zu zeigen, die Fruchtträger ein Wachsthum, welches nach Ausbildung einer bestimmten Menge von Fortpflanzungsorganen thatsächlich (wenn auch nicht potentiell) begrenzt ist. Beide Theile sind daher vergleichbar einerseits den vegetativen Sprossen, andrerseits den durch Bildung einer Anzahl von Blüthen in ihrem Wachsthum factisch begrenzten Inflorescenzen phanerogamer Pflanzen. Wie bei diesen in der Dornenbildung, den Blüthenständen von Ananassa, Melaleuca, Callistemon u. s. w. typische Ausnahmen von der Regel häufig vorkommen, so finden sich solche Ausnahmen auch beim Pilzthallus in bestimmten, unten näher zu beschreibenden Fällen, wie der Sclerotienbildung, dem Wachsthum der Fruchtträger bei den Polypori placodermei, u. s. f.

Das Mycelium.

Die Mycelien sind bei ihrer Entstehung stets freie Hyphen. Entweder behalten sie diese Beschaffenheit immer, bei dem weitern Wachsthum verflechten sich die Hyphen höchstens locker, ohne zu bestimmt geformten Körpern zusammenzutreten: einfach-fädige, flockige Mycelien; oder die Hyphen vereinigen sich zu verlängerten, ästigen Strängen (fibröses, fibrillöses Mycelium), häutigen Ausbreitungen, oder knollenförmigen, compacten Körpern. Sclerotien.

1. Die einfach-fädige Myceliumform ist jedenfalls weitaus die häufigste, für die meisten Pilze ist sie allein bekannt. Ihre Beschaffenheit ist im Wesentlichen durch dasjenige beschrieben, was oben über die Pilzfäden im Allgemeinen gesagt wurde. Besondere Eigenthümlichkeiten der Hyphen sind so wenig vorhanden, dass es in vielen Fällen schwer ist, von einem sterilen Mycelium auch nur annähernd zu bestimmen, welcher Pilzspecies es angehört. Die Myceliumfäden liegen meistens einfach auf oder in dem Substrat, ohne dass besondere Haftorgane oder Saugorgane zu bemerken wären. Es gilt dies sowohl für die auf todten Körpern lebenden, als auch für die Mehrzahl der Schmarotzerpilze, wenigstens konnte ich solche Organe bei parasitischen Ascomyceten, Uredineen u. s. w. bis jetzt nicht finden.

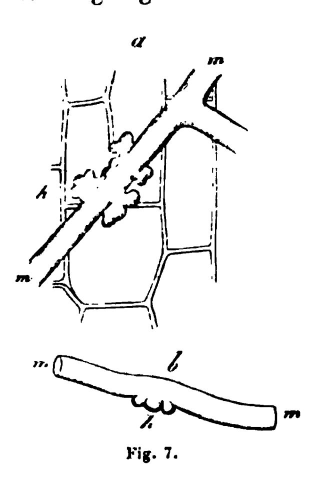


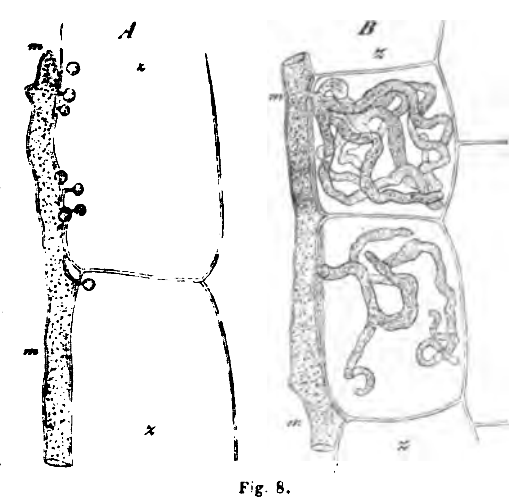
Fig. 7.

Eine Anzahl parasitischer Pilze macht hiervon eine Ausnahme. Die Myceliumfäden von Erysiphe, welche auf der Oberfläche lebender Pflanzentheile ausgebreitet sind, haben bei mehreren Species an ihrer unteren, die Epidermis berührenden Seite zahlreiche, unregelmässig gelappte Ausstülpungen, welche sich den Epidermiszellen fest anlegen und allmählich ein Braunwerden und Absterben derselben verursachen. Zanardini hat diese Organe bei dem Traubenpilze (Erysiphe =

Fig. 7. Erysiphe (Oidium) Tuckeri Berk. *a* Stück eines Myceliumfadens (*m*—*m*) auf der Aussenfläche der Epidermis einer Weinbeere kriechend und mit dem Haustorium *h* befestigt. Ansicht von aussen. *b* freipräparirtes Fadenstück von der Seite gesehen. *h* Haustorium. Vergr. 570. Nach v. Mohl, Bot. Ztg. 1853, Taf. XI.

Oidium Tuckeri) entdeckt, v. Mohl und Tulasne haben sie genauer beschrieben. Bei E. Castagnei Lév. fand ich die Myceliumfäden nur mit kleinen kreisförmigen, nicht ausgestülpten Stellen ihrer Wand der Epidermis angedrückt und aufgewachsen. Ins Innere der Epidermiszellen dringen die Saugorgane (Haustorien) von Erysiphe in den bis jetzt untersuchten Fällen nicht ein.

Unter den im Innern lebender Pflanzen vegetirenden Parasiten sind die Peronosporeen mit Haustorien versehen. Die dicken Schläuche des Myceliums dieser Pilze kriechen zwischen den Zellen der Nährpflanze, schmiegen sich diesen fest an, und treiben ins Innere derselben verschieden gestaltete Saugorgane, welche die Membran der Zellen entweder durchbohren, oder in seltneren Fällen nur tief einstülpen. Bei Cystopus (Fig. 8 *A*) sind diese Organe Aussackungen der Seitenwand des Myceliums, welche die Gestalt gestielter, kugeliger Bläschen besitzen, der sehr dünne Stiel durchbohrt die Wand der Nährzelle, die Blase liegt innerhalb derselben. Die Länge der ganzen Organe kommt dem Querdurchmesser der Myceliumschläuche kaum gleich. Bei den Peronospora-Arten sind die Haustorien theils den beschriebenen ähnlich, theils haben sie die Form verzweigter, fadenförmiger oder keuliger, ins Innere der Zellen eindringender Aeste (Fig. 8 *B*).



2. Zu häutigen Lagern verflechten sich die Myceliumfäden nicht selten bei Hyphomyceten, besonders dem schon oben erwähnten Penicillium glaucum. Die Häute bedecken sich hier meistens bald mit Fruchtträgern, und an diesen ist ihre Herkunft leicht zu erkennen. Steril wurden sie früherhin oft als besondere Pilzformen betrachtet, und die Gattung Mycoderma Pers. (Mycol. europ. p. 96) mag wenigstens zum Theil aus ihnen bestehen.

Ein aus locker verflochtenen Fäden gebildetes häutiges Mycelium von oft viele Fuss breiter Ausdehnung, welches wohl auch einem Hyphomyceten angehört, übrigens in seiner Genese und Weiterentwickelung noch gar nicht genauer bekannt ist, ist das Racodium cellare Pers. (Syn. fung. 701), das die bekannten, olivenbraunen Ueberzüge auf alten Weinfässern in Kellern bildet.

Festere Häute bilden die Mycelien, welche als Athelia Pers. und Xylostroma Tod. beschrieben sind. Erstere stellen sterile Zustände von Thelephora, Hypochnus dar. Die Xylostromen sind, wie Fries (Plantae homonemeae p. 214)

Fig. 8. *m* Myceliumfäden, kriechend in Intercellularräumen, mit Haustorien, welche die Wand der benachbarten Zellen (*z*) durchbohren und in diese eingedrungen sind. Vergrösserung 390.

A von Cystopus candidus, aus dem Marke von Lepidium sativum.

B von Peronospora calotheca, aus dem Marke von Asperula odorata.

nachgewiesen und Andere nach ihm bestätigt haben, häutige Mycelien von oft beträchtlicher Ausdehnung und Dicke (X. Suber Pers. wird 3—4 Linien dick), fester, holziger, lederartiger Consistenz, welche in faulem Holze, unter der Rinde cariöser Baumstämme u. s. w. vorkommen und unter günstigen Umständen die Fruchtträger holziger Hymenomyceten entwickeln: Polyporus abietinus, Thelephora hirsuta, crocea Schrad., suaveolens, setigera Fr., Daedalea quercina und andere Species dieser und verwandter Gattungen. Vgl. Fries, l. c. Elenchus fungor. I, 208. Tulasne, Carpolog. p. 99, 129).

Der Bau dieser Xylostromen, von denen in Rabenhorsts Sammlungen (Herb. Mycol. Ed. 2. Cent. 171 und Fungi Europaei Nr. 100) Exemplare enthalten sind, zeigt nichts Eigenthümliches; sie bestehen aus dicht und unregelmässig verflochtenen, festen und biegsamen, dünnen Fäden.

3. Bei vielen Pilzen vereinigen sich die Hyphen des Myceliums zu verschieden dicken, grösstentheils aus parallellaufenden Fäden gebildeten Strängen, welche reich verzweigt und in ihrem äusseren Ansehen den Wurzelfasern höherer Gewächse mehr oder minder ähnlich sind. Als Beispiel hierfür nenne ich zunächst die Phalloideen (Phallus impudicus, caninus, Clathrus cancellatus). Aus zahlreichen Beschreibungen ist bekannt, dass die Fruchtkörper von Ph. impudicus von einem im Boden kriechenden Mycelium entspringen, dessen Hauptstämme cylindrisch, oft mehrere Fuss lang, bis 2 Mill. dick und in zahlreiche, verschieden starke Zweige getheilt sind. Häufig anastomosiren Zweige der verschiedenen Ordnungen miteinander, so dass das Mycelium streckenweise ein grobmaschiges Netz darstellt. Ein Querschnitt durch die stärkeren Stränge lässt eine dünne, feste, weisse äussere Lage oder Rinde und einen von dieser umschlossenen, dicken Cylinder von bräunlicher Farbe und gallertigem Aussehen (Mark) unterscheiden. Die mittlere grössere Partie der Marksubstanz besteht aus einem zähen Gallertfilz, dessen Hyphen longitudinal, leicht geschlängelt verlaufen und von ungleicher Dicke sind. Der äussere Theil der Marksubstanz wird ausschliesslich von dickeren Fäden gebildet. Die Rinde besteht aus einigen wenigen Lagen weiter, dünnwandiger Hyphen, welche in einer sehr engen Spirale fest um den Markcylinder gewickelt sind, wie der Draht einer umsponnenen Saite. Man erkennt leicht, dass diese Fäden von den peripherischen Elementen des Markes als Zweige entspringen, bogig nach Aussen laufen und dann in das Geflecht der Rinde eintreten. Sie treiben an der Oberfläche kurze abstehende Zweiglein, welche dem Strange ein kurzhaariges Ansehen verleihen. Die ganze Oberfläche des Stranges ist mit oxalsauerm Kalk bedeckt.

Bei Phallus caninus verlaufen alle Hyphen der Stränge parallel, die weisse Rinde ist durch lockerere Verflechtung der Hyphen, lufthaltige Interstitien und reichliche Ablagerung von oxalsauerm Kalk auf den Hyphen und in den oben (Seite 13) beschriebenen blasigen Zellen von der gallertigen, gelblichen, luftfreien Marksubstanz ausgezeichnet. Aehnlich verhält sich, soweit ich es untersuchen konnte, Clathrus. In den dünneren Zweigen höherer Ordnungen sind Rinde und Mark oft weniger scharf von einander gesondert, erstere jedoch immer durch Kalküberzug ausgezeichnet. Die Enden der Stränge lösen sich nicht selten in ein lockeres Fadengeflecht auf oder breiten sich zu dünnen,

weissen Häuten aus, entweder einzeln, oder so, dass mehrere zu einem Geflechte oder einer Haut zusammenfliessen. Holzstückchen, Wurzeln u. s. w. werden von letzterer oft vollständig umsponnen.

Myceliumstränge von wesentlich der gleichen Form wie die beschriebenen, verschiedener Grösse, Dicke und Farbe kommen zahlreichen zusammengesetzten Pilzen zu. So von Gastromyceten: vielen Lycoperdaceen (Lycoperdon, Scleroderma, Geaster), Hymenogastreen, Nidularieen, Sphaerobolus. Von Hymenomyceten vielen Agaricinen, z. B. Agaricus campestris, praecox, dryophilus, aeruginosus, metatus, androsaceus, Rotula. Von Ascomyceten: Arten von Elaphomyces, Genea, Peziza Rapulum Bull., P. cyanoderma m., auch das endophyte Mycelium von Polystigma stellare Lk. ist hierher zu rechnen.

Alle diese Mycelien bestehen lediglich aus longitudinalen, geraden oder leicht geschlängelten Hyphen; bei Agar. campestris, aeruginosus, praecox, Lycoperdaceen, haben die Stränge das Ansehen der dünneren Aeste von Phallus caninus und im Wesentlichen den gleichen Bau. Das Vorkommen des kleesauren Kalkes ist nach den einzelnen Arten und Gattungen, wie oben (Seite 14) erwähnt wurde, verschieden. In anderen Fällen sind die Stränge durchaus gleichartig zusammengesetzt aus locker verfilzten (Elaphomyces, Nidularieen, Scleroderma, wohl auch Hymenogastreen), oder der Länge nach fest mit einander verwachsenen Hyphen (Polystigma stellare, Agar. Rotula, metatus etc.). Wohl in allen Fällen kommen Anastomosen der Stränge, häutige oder flockige Endausbreitungen nicht selten vor.

Sehr häufig findet man im Freien sterile Myceliumstränge von der beschriebenen Beschaffenheit, welche im Waldboden, an feuchten, dumpfigen Orten, wie in Kellern, Bergwerken u. s. f. oft eine grosse Ausdehnung erhalten, ohne Frucht zu tragen. Bei der geringen Aufmerksamkeit, welche man bisher dem Studium der Mycelien zugewendet hat, ist es oft nicht möglich zu entscheiden, welchen Arten die sterilen Stränge angehören. Früherhin wurden sie für Repräsentanten eigener Species gehalten, und je nach der Gestalt, Verzweigung, Anastomosen, häutigen Ausbreitungen in besondere Gattungen vertheilt, wie Himantia Pers., Ozonium P., Hypha P., Hyphasma P., Fibrillaria P., Ceratonema P., Byssus Dill., Dematium Lk. (zum Theil), Corallofungus Vaill. Schon Palisot de Beauvois, Dutrochet, Turpin, Fries und in neuerer Zeit besonders Léveillé und Tulasne haben klar erkannt, dass diese Gebilde in der That nur sterile Formen von Pilzen sind, welche ihrer Fructification nach verschiedenen wohlbegründeten Gattungen angehören.

Den sterilen Myceliumsträngen schliessen sich wohl auch die Anthinen an, welche von Manchen (Junghuhn, Linnaea 1830, 388) mit den Himantien zusammengestellt, von Fries (Pl. homon. 169) als besondere Gattung betrachtet werden. Die Anthinen, von denen ich hier rede, und von welchen ich die Abtheilung Pterula Fr. ausschliesse, weil sie durch fruchttragende Pilzkörper ausgezeichnet zu sein scheint, sind cylindrische oder bandförmige, durchschnittlich zollhohe, bis etwa 1 Mill. dicke Pilzkörper, welche sich senkrecht von einem flockigen (in faulem Holz, Laub u. s. w. wuchernden) Mycelium erheben und in ihrem oberen Theile gabelig oder fächerförmig verästeln. Sie sind lebhaft roth (A. flammea, A. purpurea) oder blassbraun (A. pallida) gefärbt. Sie bestehen aus einem Strange paralleler, durch eine homogene Zwischensubstanz fest mit

einander verbundener Hyphen, entstanden aus dem Zusammentreten der in dem Substrat wuchernden. Indem sich das Bündel oben spaltet oder seine Fäden strahlig auseinandertreten, entstehen die gegabelten oder fächerförmigen Enden. Oefters findet man Exemplare, deren Spitzen gegen den Boden gebogen und hier in ein flockiges Mycelium aufgelöst sind, oft auch netzförmige Anastomosen. Eine Fructification fand ich bei diesen Gebilden nicht, obgleich Fries von A. flammea sagt: affusa aqua secedunt sporidia. Die kleinen, den Fäden seitlich ansitzenden Zellen, welche ich bei A. pallida hie und da gefunden und früher als Sporen bezeichnet habe, möchte ich jetzt als sehr zweifelhafte Gebilde betrachten.

Zu welchen Pilzen die Anthinen gehören, ist zweifelhaft.

Zu den Myceliumsträngen sind auch die Pilzbildungen zu rechnen, welche nach ihrer Aehnlichkeit mit alten Wurzelfasern von Gefässpflanzen den Namen **Rhizomorpha** führen. Die borstendicken Fäden mit glatter, glänzender Oberfläche, gebildet aus parallelen, fest verbundenen Hyphen, von denen die peripherischen mit derber, brauner, die inneren mit zarter, farbloser Membran versehen sind, welche Persoon (Syn. fung. 705) Rhizomorpha setiformis (Ceratonema hippotrichoides Pers. Myc. eur.) genannt hat, sind schon von Fries (S. M. I, 136) als das Mycelium von Agaricus androsaceus und Rotula erkannt worden. Man sieht sie oft in Menge von den Stielen dieser Pilze entspringen und sich zwischen den Tannennadeln und dem faulen Laub des Waldbodens verbreiten, diese mit ihren Aesten und Ausbreitungen umspinnend.

Nach den gegenwärtigen Kenntnissen sind auch die grossen, in faulem, in der Erde liegendem Holz, Bergwerken u. s. w. vorkommenden Rhizomorphen hier zu nennen: die **Rh. fragilis** Roth, wurzelähnliche dicke, reich verzweigte und durch Anastomosen oft netzförmige Stränge von dunkelbrauner Farbe, deren Hauptstämme entweder cylindrisch und bis über 3 Mill. dick (R. subterranea P.), oder, wo sie zwischen Holz und Rinde, zwischen festen Holzlagen oder in sehr engen Gesteinsspalten wachsen, zusammengedrückt, oft von der Form breiter, papierdünner Bänder sind (dies Rh. subcorticalis P.).

Von dem Bau und der Entwickelung dieser Rhizomorphen hat Schmitz schon vor 20 Jahren eine vortreffliche, von Neueren zu wenig berücksichtigte Beschreibung gegeben, welche ich in den Hauptpunkten bestätigen kann, in mancher Beziehung zu berichtigen und zu vervollständigen habe.

Die erwachsenen Stränge bestehen aus einer schwarzbraunen, papierdicken, spröden, meist glatten Rinde, welche ein weissliches, feinfilziges, zähes Mark umgibt. Die Rinde wird gebildet von mindestens 12 bis 15 Lagen von Zellreihen (Hyphen), welche der Länge des Stranges nach parallel laufen und mit einander fest und ohne Intercellularräume verwachsen sind. Die Hyphen der äusseren Lagen sind aus engeren und dickwandigeren Zellen zusammengesetzt, als die inneren, die einzelnen Zellen 2–vielmal so lang, als breit, mit derber, brauner, deutlich geschichteter Membran versehen, im Querschnitt oft polygonal. Die seitliche Verbindung der Membranen ist oft so fest, dass dieselben eine homogene Masse zu bilden scheinen; auf dünnen Querschnitten, zumal bei Einwirkung von Kalilösung, treten jedoch deutliche Grenzlinien hervor, welche die anscheinend homogene Masse in eine der Zahl der vorhandenen Zellenlumina entsprechende Anzahl von Membranen sondern.

An die Innenseite der Rinde legt sich eine meist dünne, zuweilen jedoch

die Rinde selbst an Mächtigkeit übertreffende Gewebslage an, welche hellbraun, auf dem Querschnitt sehr unregelmässig engmaschig und aus dünnen, verfilzten Fäden zusammengesetzt ist, die einerseits von den inneren Rindenelementen entspringen, nach der anderen Seite hin allmählich in die farblosen Hyphen des Markes übergehen. Dieses besteht hauptsächlich aus dünnen, etwa $^1/_{500}$ Mill. starken, der Länge nach verlaufenden und spitzwinkelig verflochtenen Fäden. Die Membran derselben ist ziemlich derb, Querwände und Zweige finden sich bei erwachsenen Exemplaren nur selten. Zwischen diesen Fäden zerstreut, aber oft in ziemlich regelmässigen Abständen von einander finden sich dünnwandige, farblose Zellen, von der Gestalt cylindrischer Schläuche, bis zehnmal so dick wie die genannten Fäden. Sie sind bei alten Exemplaren oft schwer aufzufinden. Die Interstitien des Markgeflechtes enthalten Luft.

Alte sehr starke Exemplare der cylindrischen Form (Rh. subterranea) haben oft eine unebene, runzelige Rinde, in welcher, wohl durch spätere Wucherung, die Zahl der Zellenschichten stark vermehrt und ihre Stellung unregelmässig ist. Im Innern solcher Exemplare fand ich öfters, doch nicht immer, eine braune, der Rinde concentrische Zone, von dieser durch eine schmale Schicht gewöhnlichen Markgewebes getrennt und ihrerseits einen Strang des letzteren umschliessend. Diese Zone besteht aus Fäden, welche braunhäutig und sehr fest miteinander verflochten, im Uebrigen den gewöhnlichen Elementen des Markes gleich sind, in letztere auch continuirlich übergehen. Eschweilers Darstellung vom Bau der Rhizomorphen ist wohl ohne Zweifel auf die Untersuchung solcher Exemplare gegründet.

Cultivirt man kräftige Rhizomorphen in einem feuchten Raum, so treiben sie oft schon nach acht Tagen neue Zweige. Zuerst treten an beliebigen Punkten der Oberfläche kleine (etwa $^1/_2$ — 1 Millim. grosse) weisse Flocken auf, gewöhnlich mehrere zu Gruppen zusammengestellt. Sie bestehen aus verzweigten, geschlängelten, zu einem Büschel vereinigten Hyphen, deren freie Enden farblos und zartwandig, deren Basis dagegen mit derber, brauner Membran versehen ist. Sie entspringen von den inneren Rindenzellen als Zweige, wachsen von hier aus zu einem cylindrischen Strang vereinigt senkrecht nach aussen, durchbrechen die äussersten Rindenlagen und treten dann strahlig auseinander. Diese Büschelchen sind die Vorläufer der Aeste; mit dem Erscheinen dieser verschwinden sie, man findet nur mehr ihre zerfallenden Reste. An denselben Stellen, wo aussen die Büschelchen entstehen, beginnt gleichzeitig eine Neubildung auf der Innenfläche der Rinde. Es entsteht hier ein, dichtes parenchymähnliches Gewebe, aus ziemlich weiten, unregelmässig-länglichen, sehr zartwandigen, wasserhellen Zellen bestehend, welche theils ganz ordnungslos, theils in senkrecht zur Oberfläche verlaufende Reihen gestellt sind. Soweit ich es bei der grossen Zartheit und festen Verbindung seiner Zellen entscheiden konnte, verdankt dieses Gewebe immer Sprossungen, welche von den innersten Rindenzellen ausgehen, seinen Ursprung. Seine Elemente vermehren sich rasch und beträchtlich, sie legen sich fest an und zwischen die peripherischen Markhyphen, drängen viele derselben oft dergestalt aus ihrer geraden Längsrichtung heraus, dass sie bogig durch das neugebildete Gewebe verlaufen, und heben die Rinde, mit der sie stets in festester Verbindung stehen, etwas von dem Marke ab. Unmittelbar unter den Büschelchen ist die Neubildung oft besonders

lebhaft, die Rinde wird hier zuweilen in Form eines von dem farblosen jungen Gewebe ausgefüllten Cylinders, der das Büschelchen als kurzer Stiel trägt, nach aussen gehoben.

Von dem neugebildeten Gewebe geht nach wenigen Tagen die Anlage eines oder mehrerer Zweige aus. Eine Portion jenes Gewebes wächst zu der Form einer conischen, mit der Spitze gegen die alte Rinde gewendeten Warze aus, durchbricht jene und tritt aus dem Riss als ein weisser, kegelförmiger Körper, Zweiganfang, hervor. Die oberflächlichen Zellen an der Basis dieses erhalten sofort braune Membranen; sie stellen eine aus rundlichen oder länglichen Zellen gebildete Rinde mit unebener Oberfläche dar, welche mit der Innenrinde des alten Stammes fest verwachsen bleibt. In der Mitte der Zweiganlage strecken sich die Zellen in der Richtung der Längenachse, ihre reihenweise Anordnung tritt mit der Streckung immer deutlicher hervor, sie bleiben farblos und zartwandig, mit dem unregelmässigen Scheinparenchym unter der alten Rinde in festem Zusammenhang. Gegen die Spitze der Zweiganlage convergiren die Zellreihen (Hyphen), welche sie zusammensetzen. Die axilen verlaufen gerade, die peripherischen neigen sich bogig gegen dieselben; so entsteht ein mehr oder minder abgerundetes conisches Ende, welches als der Vegetationspunkt des jungen Zweiges zu bezeichnen ist. Die Dicke der Hyphen und die Länge ihrer einzelnen Zellen nimmt gegen den Vegetationspunkt hin stetig ab; erstere beträgt hier etwa $^1/_{450}$ Mm. Alle nach dem Vegetationspunkt convergirenden Hyphen sind fest aneinandergelegt, die peripherischen stets ganz lückenlos, zwischen den axilen sind oft schon sehr früh enge lufthaltige Interstitien vorhanden. Die ganze Aussenfläche der beschriebenen Zweiganlage wird von einem lockeren Geflecht verzweigter, meist $^1/_{450}$ Mm. dicker, hie und da stärkerer Hyphen überzogen, welche als Aeste von den oberflächlichen Zellen der Zweiganlage entspringen. Zwischen diesen Fäden liegt eine homogene, farblose, in Wasser stark quellende Gallerte, daher die Oberfläche des Zweiges schlüpferig ist. — Die Dicke der jungen Zweige betrug in meinen Culturexemplaren durchschnittlich 1 Millimeter.

Nach dem Hervortreten aus der alten Rinde wächst der Zweig in die Länge, durch fortdauerndes Spitzenwachsthum aller in dem Vegetationspunkt vereinigter Hyphenenden. Dieser behält fortwährend seine ursprüngliche Beschaffenheit bei; die dicht aneinander gedrängten Hyphen sind in ihm stets kurzgliederig, reich an Protoplasma und, soweit es unterschieden werden kann, alle einander gleich. Dicht unter dem Vegetationspunkt beginnt die Streckung der Zellen und die Sonderung des Gewebes in eine axile Portion, die ich primäres Mark nennen will, und eine peripherische, die Rinde. Jenes bildet einen weissen, schmalen Cylinder, aus Hyphen bestehend, deren cylindrische, zartwandige und grösstentheils wasserhelle Flüssigkeit enthaltende Zellen schon ziemlich dicht unter dem Vegetationspunkte eine Dicke von $^1/_{75}$ — $^1/_{50}$ Mm., bei 2 — 8mal grösserer Länge, erreichen. Zwischen den Hyphen treten luftführende Interstitien auf. Zuweilen sind die Zellen benachbarter Hyphen paarweise in Form eines H verschmolzen. Gegen die Peripherie hin werden die Hyphen des primären Marks schmäler und gehen allmählich in die der Rinde über. Diese besteht aus engen und fest aneinander gelegten Hyphen, von denen die alleräussersten in der jungen Rinde mit den übrigen in lockerem Zusammenhang, nur durch

weiche, farblose Gallerte mit ihnen und miteinander in Verbindung gehalten sind. Von ihnen entspringen die Fäden des oben erwähnten losen und von Gallerte umgebenen Geflechtes, welche den jungen Rhizomorphenzweig stets umgeben und welchen von dem Vegetationspunkt aus stets neue hinzugefügt werden. (Vgl. Fig. 9).

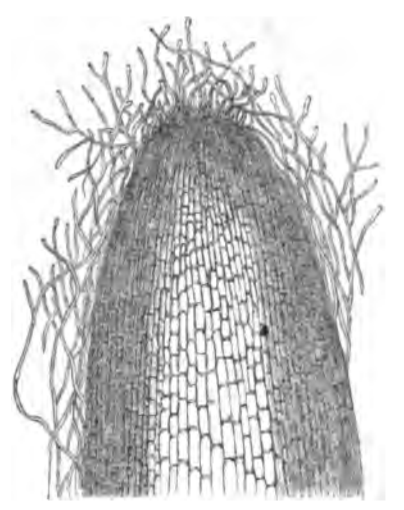


Fig. 9.

Auf eine Strecke von wenigstens 2—3 Millimeter unter dem Vegetationspunkt ist der junge Zweig immer ganz farblos. Weiter nach unten beginnt die Rinde eine immer intensiver werdende schön braune Färbung anzunehmen: zunächst sind es die Membranen von etwa sechs unter der Oberfläche gelegenen Hyphenlagen, welche sich färben, indem sie sich gleichzeitig verdicken; eine ausserhalb liegende, etwa gleichstarke Schicht zeigt die Färbung und Membranverdickung später und langsamer. Gleichzeitig mit letzterer nimmt das lockere Fadengeflecht der Oberfläche braune Farbe an, die Gallerte wird fester und weniger quellbar, gleichfalls braun. Letztere Theile entwickeln sich so zu den äusseren, engzelligen, die zuerst gefärbten Lagen zu dem inneren Rindengewebe. In wenigen Fällen sah ich auf den Hyphen der eben braunwerdenden Rinde zahlreiche farblose Zweige hervorsprossen, welche zusammen einen dichten Ueberzug von gleichhohen, rechtwinkelig abstehenden, durch Gallerte verbundenen Haaren bildeten, der später verschwand. Meistens kommen diese Gebilde nicht vor. (Fig. 10).

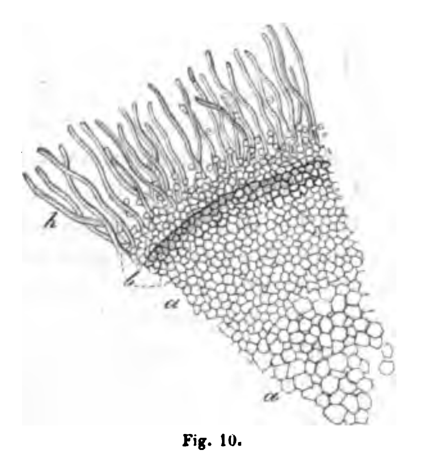


Fig. 10.

Die innersten braunen Rindenzellen und die äusseren Lagen des primären Markes dehnen sich schon vor Beginn der Braunfärbung beträchtlich in die Dicke und Breite aus; die axilen Reihen des Primärmarkes zeigen die Ausdehnung nach den bezeichneten Richtungen in geringerem Maasse, sie strecken sich nur stark (bis zum 20fachen des Querdurchmessers) in die Länge. Der Zweig nimmt daher an Umfang zu, die axilen Hyphen werden auseinandergezerrt, die luftführenden Lücken zwischen ihnen bedeutend erweitert.

Das primäre Mark hat, wie ohne weiteres einleuchtet, eine von dem Marke

Fig. 9. Rhizomorpha subcorticalis. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt eines jungen Triebes, 100mal vergr.

Fig. 10. Rhizomorpha subcorticalis. Querschnitt durch einen jungen Trieb, 190fach vergr. *aa* primäres Mark. *b* Rinde. *h* der oft fehlende Haarüberzug.

der fertigen Rhizomorphe total verschiedene Structur. Da wo die Bräunung der Rinde anfängt, beginnt nun die Bildung des definitiven Markes. Alle innerhalb der Rinde gelegenen farblosen Zellen, sowie die innersten Rindenzellen selbst treiben nämlich jetzt, theils aus ihrer Seitenwand, theils besonders aus ihren Enden dünne, verzweigte Hyphen, welche, anfangs zartwandig, mit deutlichen Querwänden und trübem Protoplasmainhalt versehen, sich rasch verlängern und die Beschaffenheit der fertigen Markhyphen annehmen. Das Wachsthum dieser Fäden ist der Längsachse des Zweiges parallel, theils nach der Spitze, theils nach der Basis dieses gerichtet (Fig. 11); sie schieben sich allenthalben zwischen die Zellen des primären Markes, vermehren und verlängern sich, so dass sie jene bald verdrängen und zusammendrücken, und die Hauptmasse des von der Rinde umschlossenen Gewebes bilden: einen dichten, feinfädigen Strang, in welchem die Zellen des primären Gewebes zerstreut liegen, als weite, dünnwandige, manchmal nur mit Mühe aufzufindende Schläuche. Oft hat das Mark schon 1—2 Cm. unter dem Vegetationspunkte diese Structur. Aus der Basis des jungen Zweiges treten die Markfäden desselben zwischen die des alten Hauptstammes und verflechten sich mit ihnen, so dass zuletzt das Mark des letzteren sich continuirlich in das des Zweiges fortsetzt.

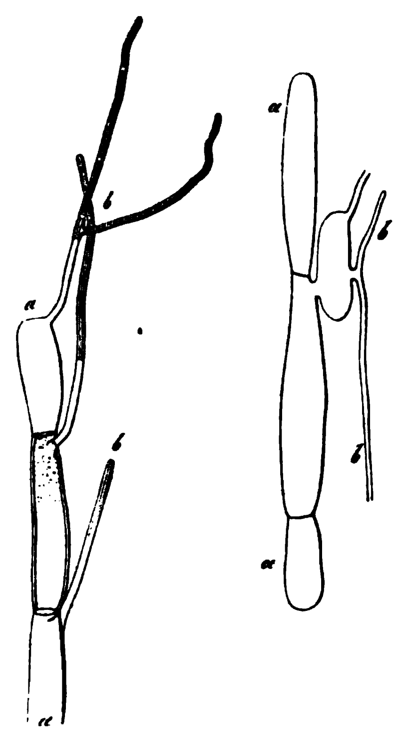


Fig. 11.

Welcher oder welchen Species von Pilzen die Rhizomorpha fragilis angehört, muss nach den Fructificationsorganen bestimmt werden, welche sich an ihnen entwickeln; nach den gegenwärtigen Beobachtungen ist dieses aber noch keineswegs mit Bestimmtheit möglich.

Nach älteren Angaben von Decandolle, Eschweiler, Acharius sollen die Rhizomorphen eine ganz eigenartige Pyrenomycetenfrucht tragen, welche Rhizomorpha als besondere Gattung legitimiren soll. Schon Palisot de Beauvois und Ehrenberg fanden aber, dass die Körper, welche man zuweilen für Fruchtbehälter anzusehen versucht ist, nichts weiter als einfache Auswüchse und Zweigrudimente sind. Aus der Beschreibung welche Eschweiler von den von ihm beobachteten fruchtähnlichen Körpern gibt, ist kein bestimmter Aufschluss über die Natur derselben zu erhalten. Decandolle fand an Rhizomorpha zerstreute oder gehäufte Anschwellungen von kugeliger Form ohne Oeffnung und mit »pulpa atra seminifera« erfüllt. Léveillé hat solche Körper beobachtet,

Fig. 11. Rhizomorpha subcorticalis. Frei gelegte Zellen des primären Markes (a), die dünnen definitiven Markhyphen (b) austreibend. Vergr. 390.

allein über ihre Bedeutung keine Gewissheit erhalten. Nach der neuesten, von Tulasne angestellten Untersuchung sind diese Körper mit kleinen Höckerchen besetzt, deren jedes von einem kleinen Loche durchbohrt wird, und welche Tulasne für alte, durch Insecten verursachte Gallen hält. Die Erzeugung von Gallen auf Pilzmycelien hat Tulasne an Thelephora lactea und Polyporus radiatus direct beobachtet.

Hiergegen spricht Fries auch noch neuerdings die bestimmte Behauptung aus, dass Hornemann reichliche Exemplare von Rh. fragilis Roth gefunden habe, welche auf ihren Zweigen zahlreiche, einzeln stehende Perithecien trugen. Fries betrachtet daher Rhizomorpha als eine besondere Gattung von Pyrenomyceten (Summa veget. Scand. p. 382).

Eine hiervon sehr verschiedene, aber gleichfalls den Rhizomorphen speciell eigene Fructification hat Otth neuerdings beschrieben. Er fand auf Rh. subcorticalis kleine, schwarze, borstendicke und 2—4 Millim. lange Körper, welche in ziemlich grosser Zahl der Rinde aufsitzen, gleich kleinen, rechtwinkelig abstehenden Zweiglein. Dieselben tragen an ihrer Spitze eine der Gattung Stilbum oder Graphium gleiche Fructification. Otth hält diese Körper für Organe der Rhizomorpha, Tulasne und Bail theilen diese Ansicht, während Montagne und Cesati die borstenförmigen Körper für ein auf der Rhizomorpha schmarotzendes Stilbum halten. Ich habe mich, nach Untersuchung originaler und anderer Exemplare nicht davon überzeugen können, dass die erwähnte Stilbumfructification mit dem Gewebe der Rhizomorpha selbst in einem genetischen Zusammenhange steht, doch wäre zu einem ganz sicheren Urtheil hierüber die Beobachtung der ersten Entwickelung des Stilbum nothwendig, welche bis jetzt noch Niemandem geglückt ist. Wie dem aber auch sei, so steht gegenwärtig fest, dass, wie unten angegeben werden wird, die als Stilbum bezeichneten Formen und ihre Verwandten für sich allein keine selbständigen Pilzspecies characterisiren; mit der Auffindung der Otth'schen Körper, auch wenn sie Organe der Rhizomorpha selber sein sollten, ist also die Frage nach der Fructification der letzteren keineswegs abgeschlossen.

Eine Reihe anderer Beobachter ist der Ansicht, dass die Rhizomorphen Mycelien sind, welche unter günstigen Bedingungen die für bekannte grössere Pilzspecies characteristischen Fruchtträger erzeugen. Auch hier geben aber verschiedene Beobachter verschiedene fruchtbare Pilze als die Entwickelungsproducte von Rhizomorpha an. Schon Palisot de Beauvois fand eine, der Abbildung nach kaum zweifelhafte ächte Rhizomorphe, deren Zweigenden sich zu einem unregelmässig verbreiteten Xylostroma vereinigen. Der Rand des letzteren entwickelte sich zu einem unzweifelhaften fruchttragenden Polyporus. Caspary sah neuerdings die Fruchtträger von Trametes Pini aus einem Xylostroma-Mycelium hervorgehen, welches aus einer Vereinigung der Zweige von Rhizomorpha hervorgegangen war. Aehnliches glaubt Caspary für Polyporus-Arten und Agaricus ostreatus Jacq. gefunden zu haben. Tulasne hat bestätigende Beobachtungen mitgetheilt. Er sah aus Rh. subcorticalis fruchttragende Polyporus cuticularis (Bull) und P. alneus P. sich entwickeln und in anderen Fällen wenigstens die Zweige der Rhizomorphen unter der Rinde und im Holze von Bäumen sich zu Xylostromen vereinigen, von denen bekannt ist, dass sie Mycelien von Hymenomyceten sind.

Auf der anderen Seite gibt schon Haller an, dass die fruchttragende Xylaria Hypoxylon zuweilen in eine »Wurzel« auslaufe, welche zwischen Holz und Rinde abgestorbener Bäume ausgebreitet ist, und, der Beschreibung und den citirten Abbildungen nach, der Rh. subcorticalis entspricht. Bail hat in neuester Zeit dasselbe beobachtet, ebenso Lasch. Ich habe, gleich dem letztgenannten Beobachter, öfters Weissbuchenstumpfe mit Rhizomorpha durchwuchert und aussen Xylarien tragend gefunden, bei welchen letztere öfters der Rhizomorpha aufsassen; doch blieb mir der genetische Zusammenhang beider immer zweifelhaft.

Nach diesen Angaben würden die Rhizomorphen Myceliumstränge sehr verschiedener Pilzspecies darstellen. Allein gegen die Anerkennung dieser Folgerung ist zweierlei einzuwenden. Einmal ist in keinem der mitgetheilten Fälle bestimmt und genau angegeben, ob die jeweiligen Rhizomorphen genau den oben beschriebenen characteristischen Bau der typischen Rh. fragilis, subterranea und subcorticalis hatten. Es ist daher zweifelhaft, ob es sich in allen Fällen um die wirkliche alte Rhizomorpha oder nur um ihr ähnliche Myceliumstränge handelte. Die kurze Angabe Caspary's über die Rhizomorphe der Trametes Pini macht es sogar ziemlich wahrscheinlich, dass die von ihm beobachteten Stränge eine andere als die typische Rhizomorphenstructur gehabt haben. Bail's Angaben über seine Xylarien tragende Rhizomorphe sind ungeachtet der grossen Ansprüche, mit welchen ihr Verfasser auftritt, schon darum ungenau, weil er über den genetischen Zusammenhang der Gewebstheile von Xylaria und Rhizomorpha gar nichts sagt[1]).

Diesen Lücken in den vorhandenen Beschreibungen gegenüber muss die beschriebene ganz eigenthümliche Structur und Entwickelung der typischen Rhizomorphen hervorgehoben werden. Es ist in der That wenig wahrscheinlich, dass diese sich immer gleich bleibenden Eigenthümlichkeiten so ganz verschiedenen Pilzspecies zukommen sollten, wenigstens muss dies bezweifelt werden, bis der genauere Nachweis dafür geliefert ist. Dass es rhizomorphenähnliche, aber von den typischen Rhizomorphen im Bau entschieden abweichende Myceliumstränge wirklich gibt, beweist die Beobachtung von Tulasne, welcher eine Form derselben Xylaria Hypoxylon, von welcher Bail und Lasch den Ursprung aus Rhizomorpha behaupten (die Xyl. Hyp. var. cupressiformis P.) aus einem langen, schwarzen Rhizomorphastrang entspringend fand. Die weisse Mittelsubstanz des letzteren bestand aus dicken Fasern, deren Membran bis zum Verschwinden des Lumens verdickt war; sie wurde umgeben von einer schwarzen Rinde aus rundlich-tafelförmigen oder kugelig-polyedrischen Zellen. Auch die rhizomorphenartigen, bis fusslangen, im Boden verbreiteten Wucherungen von Xylaria carpophila, welche Lasch beschreibt, zeigten mir, wenigstens an 3—4 Zoll langen Exemplaren dieselbe von den Rhizomorphen verschiedene Structur wie die fruchttragenden Stiele dieser Species: eine weisse, feste Marksubstanz, aus dicht und spitzwinkelig verflochtenen Hyphen gleichmässig zusammengesetzt, nach aussen allmählich übergehend in eine fest anliegende, schwarze Rinde, die aus Hyphen gebildet wird, welche denen des Marks an Dicke gleich kommen und vereinzelte dickere Zweige tragen, die als Haare von der Oberfläche abstehen.

1) Nachträgliche Anmerkung. Bail hat kürzlich (Flora 1864, p. 559) mitgetheilt, dass seine Xylarien nicht aus der Rhizomorpha entspringen, sondern derselben bloss aufsitzen.

das in seiner Weiterentwickelung noch unbekannte Scl. areolatum anschliesst) sind mit einer dünnen, schwarzen, glatten oder rauhen Rinde und einem im trockenen Zustand weissen oder weisslichen Marke versehen. Letzteres ist ein festes, knorpeliges Gallertgewebe, ohne alle oder mit sehr vereinzelten luftführenden Lücken. Seine Fäden sind cylindrisch, weit, septirt, nach allen Richtungen durcheinandergeflochten; auf dünnen Durchschnitten haben daher ihre Lumina alle möglichen Formen, je nachdem sie der Schnitt quer oder schräg oder der Länge nach getroffen hat. (Fig. 12).



Fig. 12.

Der Inhalt der Zellen ist im feuchten Zustande fast nur wässerige Flüssigkeit, im trockenen Luft.

Gegen die Rinde hin werden die Fäden kurzgliederig, Durchschnitte zeigen daher hier vorherrschend rundliche Zellenumrisse.

Die Rinde selbst besteht aus isodiametrischen, rundlich-eckigen Zellen, welche eine derbe, schwarzbraune Membran haben und fest untereinander verwachsen sind. Bei kleinen Formen (Fig. 12) ist sie nur aus einer bis zwei, bei grösseren (Pez. tuberosa, P. Sclerotiorum) aus drei bis vier und mehr Zellenlagen gebildet. Im letzteren Falle sind die Zellen meist in unregelmässige, radiale, zur Oberfläche senkrechte Reihen geordnet. Es ist meistens leicht nachweisbar, dass die Elemente der Rinde die oberflächlichsten Glieder der das Mark zusammensetzenden Hyphen sind.

Die Weite der Hyphen ist nach den Arten und theilweise auch nach den Individuen verschieden, sie scheint im Allgemeinen um so beträchtlicher zu sein, je grösser das Sclerotium ist.

Eine Anzahl der hierher gehörigen Formen kommt auf der Oberfläche faulender Pflanzentheile oder im Boden, andere innerhalb faulender Pflanzentheile vor. Jene (z. B. Pez. tuberosa, häufig P. Sclerotiorum) zeigen den beschriebenen Bau ganz rein. Von den anderen schliessen manche (wie manchmal Pez. Sclerotiorum, Scl. durum) häufig einzelne abgestorbene Zellen oder grössere Gewebsportionen des Pflanzentheiles, den sie bewohnen, in ihre Substanz ein, was schon Corda beschreibt. Die eingeschlossenen fremden Körper sind ganz unregelmässig und unbeständig in dem Marke zerstreut, in manchen Fällen von einer Schichte schwarzbrauner Rindenzellen umgeben.

Die kleineren Sclerotien dieses Typus dagegen, welche ausschliesslich auf faulen Blättern vorkommen (Scler. areolatum Fr., Peziza Candolleana Lév., P. Fuckeliana) nehmen an den Punkten, wo sie sich entwickeln, regelmässig von der Blattsubstanz Besitz. Sie stellen schwielenartige Anschwellungen des Blattes dar, welche aus den Gewebselementen des Sclerotium bestehen, zwischen denen die abgestorbenen des Blattes mehr oder minder verschoben und auseinandergedrängt eingelagert sind. Die Art und Weise wie das Sclerotium das Blattgewebe occupirt ist nach Species verschieden. Das Sclerotium der P. Fuckeliana bewohnt nur das Parenchym und die Oberhaut der Weinrebenblätter, zuweilen

Fig. 12. Stück eines dünnen Querschnittes durch ein Sclerotium von Peziza Fuckeliana, 390fach vergr. *r* Rinde.

leicht, doch sehr zweifelhaft, Ag. volvaceus aus Scl. mycetospora, Nees in Nov. Act. Ac. Nat. Curios. XVI, 1). Agar. Tuber regium Fr. Noch näher zu bestimmende Agarici aus Scl. pubescens P. und Scl. fungorum. Agar. Sclerotii Kühn aus einem auf Rüben wachsenden Sclerotium. — Coprinus stercorarius Fr. (Scl. stercorarium), Copr. spec. (aus »Scl. varium« Tulasne). — Hypochnus centrifugus Tul. — Polyporus Tuberaster Jacq. — Tulostoma brumale Fr. (Tulasne). — Peziza Candolleana Lév. (Scl. Pustula DC.), P. Fuckeliana n. sp.[1] (Scl. echinatum Fuck.), Pez. Sclerotiorum Lib. (Scl. compactum, varium, Pez. Curreyana Berk. (Scl. roseum Kneiff), P. Duriaeana Tul. (Scl. sulcatum Desm.), Pez. ciborioides Fr. (Hoffmann), Pez. tuberosa Bull, Pez. Tuba Batsch (Micheli). — Claviceps purpurea, microcephala, nigricans Tul. (Scl. Clavus DC.), Clav. pusilla Ces. — Hypomyces armeniacus Tul. — Vermicularia minor Fr. (Tul.) — Xylaria bulbosa P. scheint sich hier anzuschliessen.

Zweifelhaft scheint es mir, ob sich die Formen von Mucor, Penicillium, Stachylidium, von welchen solches durch Berkeley, Léveillé, Corda angegeben wird, wirklich aus den Sclerotien entwickeln und nicht bloss auf denselben angesiedelt waren.

Die Sclerotien finden sich, je nach der Species der sie angehören, auf oder in dem Erdboden, oder lebenden oder abgestorbenen Pflanzentheilen. Form und Grösse sind gleichfalls nach der Species verschieden. Senfkorngrosse Kügelchen stellen z. B. die Sclerotien von Typhula variabilis meistens dar, unregelmässig gestaltete, bis zollgrosse Brocken die von Peziza Sclerotiorum, tuberosa u. s. w.

Ueber den Bau dieser Körper sind, mit Ausnahme der trefflichen Arbeit Tulasne's über Claviceps, nur sehr wenig genaue Untersuchungen vorhanden. Einzelnes haben Corda, Bail, Coemans, Hoffmann geliefert. Aus der Untersuchung von etlichen und zwanzig Formen, welche mir zu Gebote standen, ergibt sich, dass die Sclerotien allerdings alle in den gröbsten Verhältnissen des Baues übereinstimmen; alle bestehen aus einem gleichförmigen, compacten Gewebe (ich will es **Mark** nennen), welches von einer **Rinde** oder **Oberhaut** besonderer Structur rings umgeben wird. Nur bei einer Form fehlt die Rinde. Dagegen sind die feineren Structurverhältnisse nach den einzelnen Arten sehr verschieden, oft selbst bei solchen Sclerotien, welche sich äusserlich sehr ähnlich sehen und früherhin als eine und dieselbe Art betrachtet worden sind. Es ist gewiss, dass schon die Berücksichtigung des feineren Baues zur Unterscheidung von zahlreicheren Formen als bisher führen muss. Die Sclerotien verschiedener Arten einer Gattung sind im Bau einander oft ähnlich, oft sehr von einander verschieden. Ich gebe im Folgenden eine Uebersicht von den Structureigenthümlichkeiten solcher Sclerotien, welche lange bekannt sind und meist längst bekannten Pilzen angehören. Eine Anzahl unbeschriebener Formen, die ich untersucht habe, übergehe ich.

a. Die Sclerotien von Peziza tuberosa, Sclerotiorum, Candollei, Fuckeliana (Scl. compactum, varium, bullatum, Pustula, echinatum, durum, denen sich

---

1) Mit obigem Namen bezeichne ich die anderweitig ausführlich zu beschreibende der P. Candolleana nahe verwandte Peziza, die auf Rebenblättern kleine, schwarze Sclerotien (Scl. echinat. F.) bildet.

4. Eine besondere Form des Myceliums sind die Sclerotien, knollenförmige Körper, von verschiedener Gestalt und knorpeliger, fleischiger oder korkartiger Consistenz. Seit Tode wurden die Sclerotien lange Zeit als besondere Pilzgattung betrachtet, characterisirt durch die eben angedeuteten, von der Form und Consistenz hergenommenen Merkmale, aber ohne deutliche Fructification. Fries beschreibt im Syst. mycol. u. Elenchus einige 50 Arten, in späteren Zeiten wurde die Artenzahl auf 70 bis 80 vermehrt[1]). Obgleich man längst beobachtet hatte, dass die Fruchtträger verschiedener Pilze, wie Botrytis, Typhula, Agaricus aus Sclerotien hervorwachsen, war es doch erst Léveillé, welcher 1843 nachwies, dass die Sclerotien nichts weniger als Repräsentanten eines selbständigen Genus, sondern vielmehr eine Form des Myceliums sehr verschiedenartiger Pilze sind. Léveillé's Ansicht wurde lange wenig beachtet, bis in neuester Zeit Tulasne auch hier neue Anregung und Aufklärung brachte, und dadurch zahlreiche weitere Arbeiten ins Leben rief.

Man kennt jetzt von einer ziemlich grossen Anzahl Sclerotien die Entwickelung, besonders die Fruchtträger, welche aus ihnen hervorgehen. Andere sind noch minder genau bekannt, so dass in der Nomenclatur noch manche mit den alten Sclerotium-Artnamen, andere mit den richtigen Speciesbenennungen zu bezeichnen sind. Die Pilze, von denen man bis jetzt ein Sclerotienmycelium *mit* Sicherheit kennt, sind aus den verschiedensten Ordnungen und Familien, und es ist nach den vorliegenden Thatsachen mehr als wahrscheinlich, dass ihre Zahl durch genauere Untersuchung gewaltig vermehrt werden wird. Es wird zweckmässig sein, hier zuerst eine Aufzählung der sicher bestimmten bekannten Pilzspecies, welche Sclerotien bilden, mit Hinzufügung des alten Artnamens der zugehörigen Sclerotien zu geben.

Botrytis cinerea P. (= Polyactis sclerotiophila Rabh.) aus Scl. durum. — Botr. erythropus Lév. (Beide gehören, wie im 6ten Capitel nachgewiesen werden wird, in den Formenkreis von Peziza - Arten). — Typhula erythropus (aus Scl. crustuliforme Desm.), T. lactea Tul., T. Todei Fr., T. caespitosa Ces., T. gyrans, T. Euphorbiae Fuckel (aus Scl. Cyparissiae DC.?), T. variabilis Riess (aus Scl. Semen T. und Scl. vulgatum Fr.!) — Pistillaria phacorhiza Fr. (sclerotioides), Pist. micans (aus Scl. laetum Ehr.), P. hederaecola Ces. — Clavaria[2]) complanata (Scl. complanatum Tod.), Clav. scutellata, Clav. minor Lév. — Agaricus arvalis (Scl. vaporarium), Ag. racemosus P. (Scl. lacunosum), Ag. tuberosus Bull (Scl. cornutum), Ag. grossus Lév., Ag. fusipes Bull, Ag. cirrhatus (Scl. truncorum Fr. nach Tulasne). (Viel-

1) Einzelne der früher als Sclerotien beschriebenen Körper sind keine Pilze; so die Wurzelknöllchen von Leguminosen (vgl. Treviranus, Bot. Ztg. 1853, p. 393), welche in den mycologischen Werken (Fries, Syst. Myc. II, 250) als Scl. rhizogonum P., Scl. Medicaginum, Lotorum Biv. aufgeführt werden. Die Bedeutung der oft faust- und kopfgrossen, unterirdischen Pilzknollen: Sclerotium stipitatum Berk. aus Malabar, Sclerotium Cocos Schweinitz (Tukahu der Amerikaner) aus Nordamerika, des Hoelen, Tschuling der Chinesen, auch der neuholländischen knollenförmigen Mylitta australis Berk. ist noch zweifelhaft. Mylitta Pseudacaciae Fr. gehört nach Tulasne zu den Gallen.

2) Clav. complanata nenne ich die aus dem Scl. compl. Tode, Clav. scutellata die aus dem Scl. scutellatum AS. sich entwickelnde Form. (Beide würden nach der älteren Abgrenzung der Arten zu Clav. juncea gehören, sind aber durch die Sclerotien sehr gut unterschieden.

überwuchert es aber selbst die Haare, so dass es stachelig erscheint; es kommt häufig längs der Blattrippen vor, aber immer nur ausserhalb der Holzbündel. Das von Peziza Candolleana auf Eichenblättern fand ich ebenfalls nur im Blattparenchym, Scler. areolatum Fr. dagegen drängt sich zwischen alle Formelemente der Prunus-Blattrippen ein.

b. Einen von dem ersten Typus wenig verschiedenen Bau haben die Sclerotien mehrerer Hymenomyceten, nämlich des Agaricus cirrhatus P. (?) und Agar. tuberosus Bull (Scler. fungorum, pubescens, cornutum) und des Hypochnus centrifugus Tul. Der Hauptunterschied von dem Typus *a* beruht darin, dass die Wand ihrer Rindenzellen nicht schwarz, sondern gelbbraun gefärbt ist; die Oberfläche der Rinde ist meistens ziemlich glatt, bei Hypochnus centrifugus uneben oder filzig durch einzelne bleibende Reste der Hyphen, welche das jugendliche Sclerotium umgeben. Die Fäden des Markgewebes und ihre Membranen haben je nach der Species verschiedene Dicke; sie enthalten meistens wässerige Flüssigkeit resp. Luft, bei Hypochnus centrifugus Oeltropfen. Auch bei denjenigen der genannten Sclerotien, welche sich, wie Scl. fungorum häufig, im Innern faulender Pflanzentheile entwickelt haben, fand ich niemals Gewebselemente der letzteren in dem Marke des Sclerotiums eingeschlossen.

c. Etwas abweichend von dem beschriebenen ist der Bau eines in Rabenhorst's Herb. mycol. Nr. 1791 enthaltenen Sclerotium, dessen Bestimmung als Scl. stercorarium jedenfalls unrichtig, dessen Herkunft zweifelhaft ist. Sein weisses Markgewebe besteht aus cylindrischen, dünnwandigen, wässerige Flüssigkeit enthaltenden Hyphen, meist ziemlich locker verflochten, mit lufthaltigen Interstitien. Gegen die Oberfläche hin geht das Mark allmählich über in eine vielschichtige Hülle von engeren Fäden, welche vorzugsweise parallel der Peripherie verlaufen und zu einem dichten, völlig luftfreien Gewebe verbunden sind. Die inneren Lagen dieses Gewebes sind farblos, nach aussen zu werden die Membranen allmählich gelbbraun, die der äussersten Lagen sind bis zu sehr beträchtlicher Verengerung des Lumens verdickt; das ganze Sclerotium ist somit von einer festen, mehrschichtigen, unebenen Rinde umgeben.

d. Das lebhaft gelb gefärbte, jedenfalls auch einem Agaricus angehörende Scl. muscorum besteht aus einem Geflecht weiter, dünnwandiger Hyphen mit engen, lufthaltigen Interstitien. Die Hyphen sind ordnungslos theils aus gestreckt-cylindrischen, theils aus kurz-blasigen Zellen zusammengesetzt. Letztere enthalten eine homogene, trübe, gelbliche Protoplasmamasse, oder wässerige Flüssigkeit, in welcher gelbe Oeltröpfchen suspendirt sind. Die Oberfläche des Sclerotium ist für das blosse Auge etwas dunkler gefärbt, als die Mitte, auf Durchschnitten zeigt aber das Mikroscop überall die gleiche Structur, Mark und Rinde sind nicht deutlich von einander zu unterscheiden. Einzelne Zellen der Oberfläche ragen als cylindrische Papillen nach aussen hervor.

e. Das Sclerotium des Coprinus stercorarius Fr. (Scl. stercorarium DC. Fr. »liberum subrotundum nigrum . . . intus album«) hat in seinem schneeweissen Mark einen ähnlichen Bau, wie Scl. muscorum. Dasselbe stellt ein Pseudoparenchym dar, aus weiten, unregelmässig rundlichen oder länglichen, ausgebuchteten Zellen und einzelnen cylindrischen Hyphen gebildet, alle Zellen sind sehr dünnwandig und von einer farblosen, gleichförmig-feinkörnigen, ziemlich stark lichtbrechenden Substanz (Protoplasma?) gefüllt, welche sich, aus den

verletzten Zellen ausgetreten, in Wasser vertheilt und dieses trübt. Diese Zellen bilden ein dichtes, im trockenen Zustande hartes Gewebe, mit zahlreichen, engen, lufthaltigen Lücken. Gegen die Peripherie hin werden die Zellen des Markes plötzlich kleiner. Die Oberfläche des Sclerotium wird von einer, dem blossen Auge schwarzen', im trockenen Zustande runzeligen, festen Rinde gebildet. An der Grenze des Markes zeigt diese vier bis fünf unregelmässige Lagen kleiner Zellen, von der Gestalt und Grösse der äussersten Zellen des Markes, aber mit brauner Membran und wie es scheint stets wasserhellem Inhalt. Diese Schicht wird umgeben von der aus drei oder mehr Lagen grosser Zellen bestehenden oberflächlichen Rindenschicht. Die Zellen der letzteren sind meist von unregelmässig rundlicher Gestalt, an Umfang den grössten Markzellen mindestens gleich, sie haben eine dunkle, violettschwarze Membran und enthalten Wasser, resp. Luft. Von denjenigen dieser Zellen, welche die äusserste Oberfläche der Rinde bilden, ragen viele unregelmässig über die anderen nach aussen vor, manche verlängern sich zu kurzen, unregelmässigen Haaren oder Papillen, bei anderen ist der nach aussen gewendete Theil der Membran unregelmässig zerrissen — daher die Rauheit der Oberfläche.

f. Die Sclerotien von Clavaria complanata, Cl. scutellata, Typhula Laschii, Typh. Euphorbiae Fuck. und andere gleichfalls wohl zu Typhulae oder Pistillarien gehörige, wie Scl. fulvum Fr., haben die gallertartig-knorpelige Marksubstanz des Typus *a*, hinsichtlich der Dicke und Festigkeit der Membranen sind geringe Artverschiedenheiten vorhanden. Der Inhalt der Hyphen besteht aus klarer oder von spärlichen Körnchen durchsäeter wässeriger Flüssigkeit, nur Scl. fulvum zeigt die Fäden von homogen trübem Protoplasma dicht erfüllt. Die Rinde dieser Formen ist eine einfache Lage gleichhoher und mit ihren Seitenwänden lückenlos verbundener Zellen, welche deutlich als

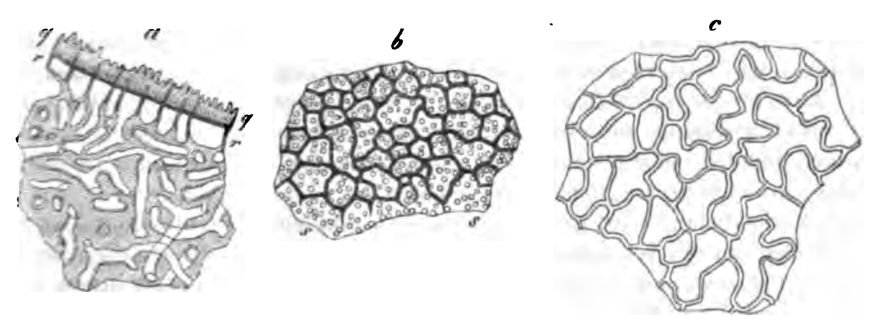


Fig. 13.

peripherische Glieder der Markhyphen zu erkennnen sind, so unähnlich sie diesen auch in der Structur sein mögen. Die Zellen haben tafelförmige oder kurz

Fig. 13. *a* und *b*. Sclerotium der Clavaria scutellata. *a* Stück eines dünnen Querschnittes, *r* Rindenzellen, *q* Cuticularschichten derselben. *b* Stück der Rinde, flach ausgebreitet, von Aussen gesehen, bei *s*, am Rande des Präparats, ist nur die warzige Aussenseite der Cuticularschichten, ohne die Seitenwände der Zellen vorhanden. Vergr. 390. — *c*. Flach ausgebreitete Rindenschicht des Sclerotium von Clavaria complanata, von aussen gesehen. Vergr. 390.

prismatische Gestalt, ihre Seitenwände sind häufig wellenförmig ausgebuchtet, Innen- und Seitenwände wenig, die Aussenwände dagegen sehr stark und nach Art der Cuticularschichten von Gefässpflanzen verdickt, mit glatter (Fig. 13 *c*) oder warziger (Fig. 13 *a*, *b*) Aussenfläche. Die Rinde gleicht somit auffallend der derben, spaltöffnungsfreien Epidermis vieler Gefässpflanzen.

g. Bei den Sclerotien von Typhula variabilis Riess, Peziza Curreyana und nach Bail's Angaben auch von Typhula phacorhiza Fr. hat die Rinde im Wesentlichen den gleichen Bau, wie beim vorigen Typus. Dagegen ist die weisse oder rosenrothe (P. Curreyana) Marksubstanz aus einem mit unzähligen lufthaltigen Lücken versehenen Geflechte cylindrischer Hyphen gebildet. Diese sind bei Typhula zartwandig, mit dicht körnigem Inhalt, bei P. Curreyana mit verdickter, geschichteter Membran versehen. Bei letzterer Art wird das Markgeflecht nach der Oberfläche zu dichter, dem des Typus *a* ähnlicher.

h. Die stumpf dreikantigen hornförmigen Körper, welche sich in den Blüthen von Gräsern und Cyperaceen entwickeln, das sogenannte Mutterkorn (Ergot), sind, wie durch Tulasne's Untersuchungen bewiesen ist, die auf Kosten der Fruchtknoten entwickelten Sclerotien von Claviceps-Arten. Sie bestehen bei der Reife der Hauptmasse nach aus einem schmutzig weissen Gewebe (Mark), welches von einer violettbraunen Rinde umgeben wird. Das Mark hat die Beschaffenheit eines Pseudoparenchyms, von cylindrisch-prismatischen Zellen, die durchschnittlich ein- bis viermal so lang als breit sind, gebildet. Die Zellen sind deutlich in gerade oder geschlängelte Längsreihen geordnet, von welchen durch die Entwickelungsgeschichte leicht nachgewiesen werden kann, dass sie die Eigenschaften der Pilzhyphen besitzen. Auch in reifen Sclerotien ist dieses häufig noch deutlich zu erkennen; im Innern derselben befinden sich nämlich nicht selten Risse und Spalten, welche von einem dünnen Filz ausgekleidet oder locker erfüllt werden. Durchschnitte zeigen, dass dieser aus einem Geflecht von Hyphen besteht, welche als Aeste von den Zellreihen des dichten Gewebes ausgehen und, ausser der lockeren Verflechtung, die gleiche Beschaffenheit wie letztere besitzen. — Gegen die Oberfläche des Sclerotium hin ist das Markgewebe in der Regel kurz- und weitzelliger, als in der Mitte. Die Zellen sind allenthalben mit einer ziemlich derben, farblosen Membran versehen und untereinander meistens nach allen Seiten hin fest und lückenlos verwachsen. Sie enthalten grosse, farblose Oeltropfen.

Die Marksubstanz wird zunächst umgeben von einer allenthalben fest mit ihr verwachsenen inneren Rindenschicht: eine bis zwei Lagen von Zellen, deren Inhalt kein Oel zeigt, deren Membranen stark, aussen oft mehr als innen verdickt und dunkel violettbraun gefärbt sind. Um diese innere geht eine äussere Rindenschichte, gebildet aus wenigen oder bis zu zwanzig Lagen longitudinal geordneter oder unregelmässig verzweigter Zellreihen. Ihre Zellen sind eng und mit blass braunvioletter Membran versehen. Sie bildet den feinen, blassvioletten, oft längsstreifigen oder unterbrochenen Reif, welcher das frische Mutterkorn aussen bedeckt und sich von der festen Innenrinde leicht abbröckelt oder abreiben lässt.

Was die Entstehung der Sclerotien betrifft, so entwickeln sich alle als secundäre Bildungen auf und aus einem zuerst vorhandenen (primären) fädigen oder flockigen Mycelium. Die Hyphen dieses letzteren zeigen an be-

stimmten Stellen besonders üppiges Wachsthum, verflechten sich zu einem dichten, anfangs überall gleichartigen Pilzkörper, dieser differenzirt sich zuletzt in Mark und Rindenschicht und grenzt sich durch letztere von dem primären Mycelium ab. Die speciellen Vorgänge dieser Entwickelung sind nach den Arten verschieden.

Für die häufigst vorkommende Entwickelungsweise liefert Peziza Sclerotiorum das beste Beispiel. Auf dem über das Substrat verbreiteten flockigen primären Mycelium erhebt sich der erste Anfang eines Sclerotium als ein Büschelchen locker verflochtener Fäden, Zweige der primären, zartwandigen Hyphen, diesen in allen Stücken gleich. Durch lebhaftes Wachsthum und Verzweigung seiner Fäden wächst der Büschel rasch zu einem dichten weissen Ballen von der Grösse des Sclerotiums heran; bis diese Grösse erreicht ist, bleibt der Bau der Fäden der ursprüngliche, die Dicke der neugebildeten Zweige wird oft geringer als die der primären Hyphen, ihre Beschaffenheit ist in allen Regionen des Ballens die gleiche. Die Lücken des Geflechts sind lufthaltig, die Oberfläche durch abstehende Hyphenzweige feinhaarig, das Ganze weich, leicht auf ein verschwindend kleines Volumen zusammenzudrücken. Durch Neubildung in seinem Innern nimmt das Geflecht nun fortwährend an Dichtigkeit und Festigkeit zu. Zuletzt tritt die für die Species characteristische Verdickung der Membranen, gleichzeitig das Verschwinden der lufthaltigen Interstitien und die Differenzirung in Mark- und Rindenschichte ein. Dieser Ausbildungsprocess beginnt im Innern des Geflechtes und schreitet rasch gegen die Peripherie hin fort. Die oberflächliche Lage des weissen Ballens nimmt an denselben aber keinen Theil, sie verbleibt eine Zeit lang als weisser Filzüberzug über der sich von ihr abgrenzenden Rinde, um zuletzt zu collabiren und unkenntlich zu werden. Das reife Sclerotium löst sich als scharf umschriebener Körper von seiner filzigen Umgebung ab.

Wesentlich die gleiche Entwickelung haben die in der Regel auf der Oberfläche des Substrats entstehenden Sclerotien von Coprinus stercorarius, Agaricis Sclerotium fungorum, pubescens etc.), Hypochnus centrifugus (bei welch letzterem ein Theil der Fäden des oberflächlichen Geflechtes derbwandig wird und als persistente Haare auf der fertigen Rinde verbleibt). Auch die Entstehung der Sclerotien von Peziza Fuckeliana und Verwandten (Scler. durum) erfolgt in wesentlich der gleichen Weise, mit Modificationen, die sich aus ihrer Bildung im Innern des Substrats von selbst ergeben.

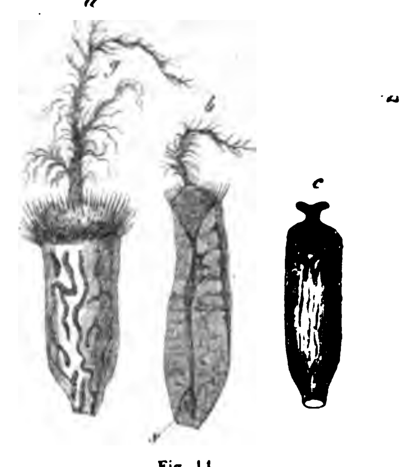
Die kugeligen, meist 1—2 Mm. grossen Sclerotien von Typhula variabilis entwickeln sich im Winter und Frühling auf faulem Laube. Das zarte, fädige Primärmycelium ist in dem Parenchym der faulen Blätter verbreitet; wo ein Sclerotium entsteht, tritt ein Bündel seiner Fäden an die Oberfläche, um sich hier zu einem glatten, weissen, kugelichen Körperchen zu verflechten, welches dem Blatte mittelst eines kurzen, dünnen Stielchens aufsitzt. Die Kugel vergrössert sich rasch durch Bildung neuer Zellen und Zweige in allen ihren Theilen. Sie ist zunächst aus lauter gleichartigen, protoplasmareichen, zartwandigen, stark verästelten Hyphen gebildet, diese dicht, doch mit lufthaltigen Interstitien verflochten. Nur diejenigen Theile der Hyphen, welche die äusserste Oberfläche der Kugel bilden, sind von Anfang an dicht und lückenlos aneinandergedrängt; bei Untersuchung sehr junger Entwickelungszustände erkennt

man, dass die Oberfläche aus einer Schicht kurzer, gleichhoher Zellen gebildet wird, den Endzellen zahlreicher nach der Peripherie hin laufender Hyphenzweige. Anfangs sind diese Zellen zartwandig, gleich den übrigen Theilen der Fäden, ihre Membran farblos, ihr Inhalt Protoplasma. In der Mitte der Kugel dauert das Wachsthum durch Neubildung von Hyphenzweigen noch längere Zeit fort; das Mark nimmt hierdurch bedeutend an Umfang zu, die Dicke seiner Hyphen wächst höchstens auf das Doppelte der ursprünglichen, ihre Verflechtung bleibt die gleiche wie Anfangs. Zwischen die Zellen der oberflächlichen Schicht werden schon in sehr frühem Entwickelungsstadium keine neuen eingeschoben, dagegen dehnen sich die vorhandenen nach allen Seiten aus, und in der Richtung der Kugeloberfläche stark genug, um stets eine ununterbrochene Schicht zu bilden. Ihre Seitenwände erhalten dabei die oben erwähnten unregelmässig welligen Ausbuchtungen, ihr Protoplasmainhalt verschwindet, die Membranen verdicken sich um den oben beschriebenen Cuticularüberzug zu bilden und färben sich dabei gelb (Scl. vulgatum Fr.) oder zuerst gelb, dann blass- und endlich dunkel schwarzbraun (Scl. Semen). Sobald die Ausbildung und Färbung der Rindenschicht beginnt, erkennt man, dass sie sich auch an der Insertion des Stieles über eine in der Richtung der Kugeloberfläche verlaufende Zellschicht fortsetzt. Die Kugel wird somit von ihrem Stielchen scharf abgegrenzt, dieses schrumpft und vertrocknet, das Sclerotium löst sich von seiner Ursprungsstelle leicht ab.

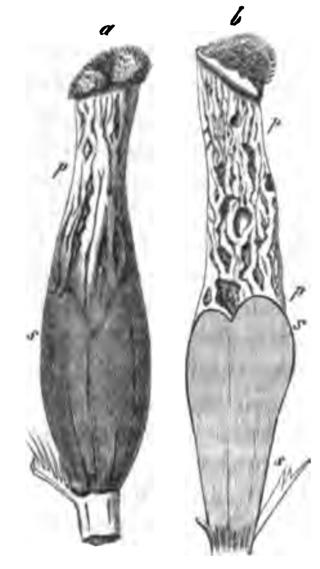
Ganz ähnlich erfolgt die Entwickelung des Sclerotium von Clavaria complanata und ohne Zweifel aller, die dem oben mit *f* bezeichneten Structurtypus angehören.

Mehrfache, durch den Parasitismus des primären Myceliums und die Bildung der sogenannten Sphacelia bedingte Eigenthümlichkeiten zeigt die Entstehung des Sclerotiums von Claviceps, des Mutterkorns. Tulasne hat dieselbe zuerst genau dargestellt und hierdurch die alte Ansicht Decandolle's, dass das Mutterkorn ein Pilz sei, sicher begründet, die entgegengesetzten Meinungen, nach welchen es ein degenerirtes Ovarium sein soll, beseitigt. Der Pilz beginnt seine Entwickelung in der ganz jugendlichen, von den Spelzen umschlossenen Grasblüthe. Zunächst erscheint an der Basis des jungen Fruchtknotens auf der Oberfläche eine aus zarten Hyphen gebildete, farblose Pilzmasse, welche selten auf diesen Ort beschränkt bleibt, sondern sich vielmehr meist über den ganzen Fruchtknoten, mit Ausnahme seines Scheitels, ausbreitet, sowohl die Oberfläche überziehend, als auch die Zellen der Fruchtknotenwand, wenigstens die äusseren Lagen, durchwuchernd und völlig occupirend. Die innere Fruchtknotenwand und das Ei bleiben häufig von dem Pilze verschont und in ihrer normalen Beschaffenheit eine Zeit lang erhalten, um jedoch bald zu schrumpfen. An die Stelle des Fruchtknotens tritt auf diese Weise ein weicher, weisser Pilzkörper von der ungefähren Gestalt jenes, die beiden Griffel oft auf dem Scheitel tragend. Die Oberfläche der Pilzmasse zeigt viele unregelmässig gewundene, tiefe Einsenkungen und Furchen; sie ist allenthalben bedeckt von einer im 6ten Capitel zu beschreibenden conidientragenden Schichte. Léveillé hat diese Körper früher mit dem Gattungsnamen Sphacelia benannt, welcher jetzt zur Bezeichnung des beschriebenen Entwickelungszustandes des Pilzes angewendet werden kann. Hat die Sphacelia ihre volle Entwickelung

erreicht, so erscheint in ihrem Grunde, dem Blüthenboden aufsitzend, der Anfang des Sclerotium, als ein kleiner, länglicher, von dem weissen Gewebe der Sphacelia umgebener Körper, vor letzterer durch grössere Dichtigkeit ausgezeichnet (Fig. 14). Er besteht zunächst aus dünnen, zarten, von einander trennbaren Pilzfäden, welche in die der Sphacelia continuirlich übergehen, nur etwas derber als letztere, und fester aneinandergedrängt sind.



Schon sehr frühe erhält die Oberfläche des Körpers violette Färbung, indem hier die Zellen die Beschaffenheit der späteren Rinde anzunehmen beginnen. Das Sclerotium nimmmt nun an Dicke zu und verlängert sich zu dem bekannten hornförmigen, manchmal über zolllangen Körper, der, mit der Basis auf dem Blüthenboden befestigt, zwischen den Spelzen hervortritt. Sein Wachsthum scheint anfangs allenthalben gleichmässig stattzufinden, an der Basis und in der Mittellinie aber am längsten anzudauern. Dasselbe kommt jedenfalls zu einem guten Theil durch Ausdehnung der anfänglich vorhandenen Elemente zu Stande; wenigstens gilt dies für das Dickewachsthum, da die Zellreihen des erwachsenen Sclerotium mehr als viermal dicker sind, als in dem jung angelegten. Die Anordnung der Zellreihen ist übrigens von Anfang an die gleiche wie bei der Reife, sehr früh beginnt in ihnen die Ansammlung von Oeltropfen.



Die Sphacelia hört zu wachsen auf, sobald das Sclerotium sich zu entwickeln beginnt. Dieses sprengt den untern Theil der Sphacelia, von welchem es zuerst eingeschlossen ist, von dem Blüthenboden los und schiebt dieselbe, indem es sich streckt, zwischen den Spelzen hervor, als eine Kappe welche dem Scheitel des Sclerotium aufgesetzt ist, um bald zusammenzuschrumpfen und früher oder später abzufallen. (Fig. 15.)

Fig. 14. Claviceps purpurea Tul. *a* junger Fruchtknoten des Roggens von der Sphacelia bedeckt, von aussen gesehen. Am Scheitel ragen die Haare des Fruchtknotens und Griffelreste (*g*) aus dem Pilzüberzug hervor. *b* Längsschnitt durch einen ähnlichen Entwickelungszustand vom Roggen. *s* Anfang des Sclerotium. *c* Aehnlicher Jugendzustand des Pilzes auf dem Pistill von Glyceria fluitans, der Scheitel des Pistills ragt über die Sphacelia hinaus. Schwach vergr., nach Tulasne copirt.

Fig. 15. Reiferes Sclerotium von Claviceps (vom Roggen) auf dem Blüthenboden sitzend. *a* von aussen gesehen, *b* Längsschnitt. *s* Sclerotium, *p* Sphacelie. Schwach vergr., nach Tulasne copirt.

Die ganze Entwickelung dieser Sclerotien geschieht ziemlich langsam. In den Blüthen von Brachypodium sylvaticum bedurften sie z. B., nach Tulasne's Beobachtungen, in den Monaten Juli und August etwa vier Wochen zu ihrer Ausbildung.

Selten kommt es vor, dass der Pilz den Fruchtknoten nur zu kleinem Theile zerstört, oder sich unter dem Fruchtknoten entwickelt, so dass dieser seine normale Form und Entwickelung behält und, dem Scheitel des Sclerotiums aufsitzend, zwischen den Spelzen hervorgehoben wird. Tulasne und Kühn bilden Fälle ab, wo normale Früchte des Roggens auf dem Scheitel reifer Sclerotien aufsitzen, ich habe solche Exemplare einige Male, wenn auch sehr selten, gefunden. Sie zeigen auch ohne genaue Untersuchung, dass das Sclerotium kein degenerirter Fruchtknoten ist.

Schliesslich ist zu erwähnen, dass wie es scheint bei allen Sclerotien zur Zeit wo die Differenzirung und definitive Ausbildung ihres Gewebes erfolgt, auf der Oberfläche eine grosse Menge von Flüssigkeit ausgeschieden wird; sie bedecken sich mit grossen farblosen oder gelblichen Wassertropfen (Peziza Sclerotiorum, Fuckeliana, Agaricus cirrhatus, Hypochnus centrifugus, Coprinus stercorarius, Typhula, Clavaria), oder (Claviceps) schwitzen eine klebrige zuckerhaltige Flüssigkeit aus.

Einen der Sphacelia von Claviceps entsprechenden besonderen Fruchtträger sah ich bei keinem anderen Sclerotium dem Auftreten des Sclerotium selbst vorhergehen. Besonders hebe ich dieses hervor in Bezug auf Peziza Sclerotiorum (Scler. varium), bei welcher Coemans Körper fand, welche er der Sphacelia von Claviceps vergleicht. Schon Tulasne (Fung. Carp. p. 105) hat die Vermuthung ausgesprochen, dass Coemans durch Schimmelbildungen getäuscht worden sein dürfte, welche der Entwickelung des Sclerotium fremd sind.

Alle Sclerotien gehen nach ihrer Ausbildung in einen Ruhezustand über, in welchem sie verschieden lange Zeit verharren können oder müssen. Zuletzt tritt ein Wiedererwachen ihrer Vegetation, ein Hervorsprossen von Neubildungen an ihnen ein. Sie sind daher passend als Dauermycelien bezeichnet und den Knollen phanerogamer Pflanzen verglichen worden.

Der Ruhezustand dauert verschieden lange; bei »Scl. durum« oft nur einige Wochen. Bei Peziza Sclerotiorum währte er in den Versuchen von Coemans 2—3 Monate, während Tulasne 16, Münter 18 Monate auf das Wiedererwachen warten mussten.

In der freien Natur entstehen die Sclerotien meist im Frühling, in warmer Winterszeit und im Herbst; das Austreiben erfolgt in dem darauf folgenden Frühling oder Herbst, also je nach dem einzelnen Fall nach einer Ruhe von 2 bis 3, 6, 9 Monaten. Die Sclerotien von Claviceps entstehen während des Sommers und treiben, nach Tulasne zuweilen im Spätherbst, in der Regel jedenfalls im folgenden Frühjahre aus, ebenso Peziza Curreyana und Duriaei. Bringt man die Sclerotien lange vor der gewöhnlichen Zeit ihres Austreibens in die hierzu günstigen Bedingungen, so kann dadurch, soweit die vorliegenden Beobachtungen reichen, ihre Ruhezeit nicht oder nur wenig abgekürzt werden.

Durieu's und Tulasne's Erfahrungen zeigen ferner, dass wenigstens einige Sclerotien (Claviceps, Peziza Duriaei) über ein Jahr trocken aufbewahrt werden

können, ohne ihre Entwickelungsfähigkeit einzubüssen. Peziza Sclerotiorum verhält sich ebenso.

Die Hauptbedingung für die Weiterentwickelung aller Sclerotien besteht darin, dass sie in eine constant feuchte Umgebung kommen, also in der freien Natur, und auch in Culturversuchen am besten, in oder auf feuchten Boden.

In fast allen bekannten Fällen treten aus dem austreibenden Sclerotium direct die Fruchtträger der Species hervor. Ihre Entwickelung findet in der Regel folgendermassen statt. An irgend einer Stelle des Sclerotium bilden sich an den dicht unter der Rinde gelegenen Markhyphen zahlreiche neue Zweige, zu einem Bündel dicht zusammengedrängt, welches senkrecht gegen die Rinde wächst. Diese wird nach aussen vorgetrieben und bald durchbrochen. Aus dem Riss ins Freie getreten, sondern sich die Hyphen des Bündels bei der conidienbildenden Peziza Fuckeliana und Verwandten (Botrytis cinerea) von einander, jede wird zu einem freien fruchttragenden Faden. Bei den meisten anderen Sclerotien bildenden Pilzen bleiben die Hyphen zu dem Bündel vereinigt, dieses wächst zu dem für die jeweilige Species characteristischen zusammengesetzten Fruchtträger heran. Auf diese Weise treten aus dem Sclerotium hervor die Fruchtträger von Claviceps, von sämmtlichen oben erwähnten Typhulae, Clavaria complanata, scutellata, Agaricus tuberosus, Peziza tuberosa, P. Fuckeliana, P. Sclerotiorum (von welch letzterer Coemans unrichtig angibt, dass die Rinde selbst zu dem Fruchtträger auswachse). Gute Präparate zeigen in den genannten Fällen immer die Hyphen des Markes mit denen der Fruchtträger in unmittelbarem Zusammenhange; die Basis der letzteren wird von den Lappen der gesprengten Rinde wie von einer kurzen, unregelmässigen Scheide umgeben. (Vergl. Figg. 16, 17.) Mit dem Hervorsprossen der Fruchtträger beginnt das Markgewebe im Umkreis ihrer Ursprungsstelle weich und locker zu werden. Bei Claviceps verschwindet, nach Tulasne, das Oel, und wird durch wässerige Flüssigkeit ersetzt, die Zellmembranen werden dünner, zuletzt sehr zart, die ein-

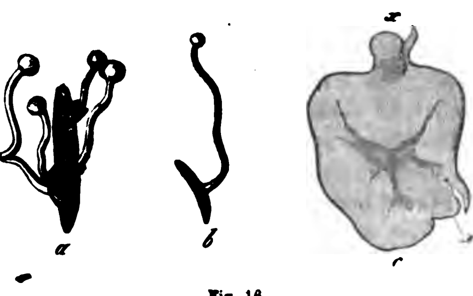


Fig. 16.

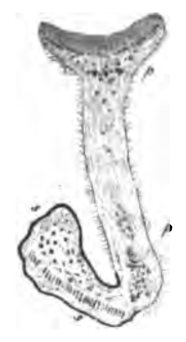


Fig. 17.

Fig. 16. *a* Claviceps purpurea, *b* Clav. microcephala T. Sclerotien mit entwickelten Fruchtträgern. Natürl. Grösse. *c* Clav. purpurea, Querschnitt durch ein Sclerotium mit zwei jungen, aus dem Innern hervorbrechenden Fruchtträgern (*x*); schwach vergr. Cop. nach Tulasne.

Fig. 17. Peziza Fuckeliana, sehr kleines Exemplar. *s* Querschnitt durch ein Sclerotium, aus dem ein längsdurchschnittener Fruchtträger hervorgewachsen ist. Die dunkeln Flecke in dem Sclerotium sind die todten Zellen des von ihm occupirten Blattes; die Flecke und Punkte bei *p* oxals. Kalk in Drusen. Vergr. 20.

zelnen Zellen trennen sich leicht von einander. Bei den knorpelig-gallertartigen Sclerotien von Peziza Fuckeliana, Sclerotiorum, tuberosa, Clavaria complanata etc. werden die gallertartigen Verdickungsschichten der Hyphen weicher, blass, allmählich ganz unkenntlich, so dass nur die innerste Lage der Membran als eine zarte Haut deutlich erkennbar bleibt. Die frühere feste Verbindung der Fäden hört damit natürlich auf. In dem Lumen der Zellen sammelt sich gleichzeitig reichlicher körniger, durch Jod gelb werdender Inhalt, der zuletzt wieder in dem Maasse abnimmt, als die Fruchtträger grösser werden. Aus den vorhandenen Beschreibungen geht hervor, dass in allen Fällen ein ähnlicher Auflösungsprocess des Markes während der Entwickelung der Fruchtträger stattfindet. Derselbe setzt sich oft allmählich über das ganze Mark fort, die Rinde nimmt keinen Theil daran. Mit der Erzeugung eines oder mehrerer Fruchtträger werden daher viele Sclerotien weich, wasserreich, beim Eintrocknen schrumpfen sie zu einem dünnen, unscheinbaren Körper zusammen. Nach dem Mitgetheilten ist es einleuchtend, dass die in den Sclerotien abgelagerten assimilirten Substanzen, wie Oel, gallertige Verdickungsschichten u. s. w. als Reservenahrung dienen. Die chemischen Umsetzungen, welche bei ihrem Verbrauch vor sich gehen, sind noch zu untersuchen.

Das Hervorsprossen der Fruchtträger ist in den bekannten Fällen nicht an einen bestimmten Ort der Sclerotien gebunden. Von grösseren Sclerotien, wie denen von Claviceps, sind auch Bruchstücke fortbildungsfähig. Ein Sclerotium kann einen oder mehrere Fruchtträger erzeugen, und zwar steht die Zahl und Kräftigkeit der letzteren zu der Grösse der Sclerotien im Verhältniss. Aus den grossen Sclerotien von Claviceps purpurea, wie sie in den Aehren von Secale, Triticum vulgare entstehen, wachsen oft 20 bis 30 starke Fruchtträger hervor, aus den kleineren, in den Blüthen von Bromus, Lolium, Anthoxanthum entstandenen Exemplaren nur wenige, schmächtige.

Bei einigen Sclerotien scheint das Austreiben der Fruchtträger in einer von der beschriebenen Regel abweichenden Weise stattzufinden. Auf dem Sclerotium, welches den alten Namen Scl. fungorum führt, erscheint bei Cultur auf feuchtem Boden im Herbste constant ein kleiner, weisser, dem A. cirrhatus jedenfalls sehr ähnlicher Agaricus. Auf dem Scl. stercorarium, das sich aus dem Mycelium von Coprinus stercorarius entwickelt, tritt in der Cultur wiederum der Fruchtträger besagten Coprinus' auf. Die ersten Anlagen sowohl wie die fertigen Stiele der Fruchtträger aber sitzen bei beiden Arten aussen auf der undurchbrochenen Rinde. Die zarten Hyphen aus welchen ihre Basis besteht, sind der letzteren einfach aussen angelegt. Dabei behält das Scl. fungorum bis zur Reife des Agaricus meist seine ursprüngliche Structur und Consistenz. Die genannten Fruchtträger erscheinen auf den betreffenden Sclerotien so constant, dass es wenig wahrscheinlich ist, dass sie nicht aus dem Sclerotium entstehen. Wie dieses aber geschieht, ob vielleicht die Elemente des Markes einzelne feine Zweige treiben, welche die Rinde durchbohren und dann zu dem Anfange des Fruchtträgers heranwachsen, oder ob die Hyphen des letzteren vielleicht als Zweige einzelner Rindenzellen entstehen, konnte ich bis jetzt nicht ermitteln. Das Letztere ist darum nicht ganz unwahrscheinlich, weil die conidientragenden Fäden von Peziza Fuckeliana und Verwandten (Botrytis cinerea P.) zuweilen deutlich durch einfaches Auswachsen einzelner Rindenzellen entstehen.

4. Eine besondere Form des Myceliums sind die Sclerotien, knollenförmige Körper, von verschiedener Gestalt und knorpeliger, fleischiger oder korkartiger Consistenz. Seit Tode wurden die Sclerotien lange Zeit als besondere Pilzgattung betrachtet, characterisirt durch die eben angedeuteten, von der Form und Consistenz hergenommenen Merkmale, aber ohne deutliche Fructification. Fries beschreibt im Syst. mycol. u. Elenchus einige 50 Arten, in späteren Zeiten wurde die Artenzahl auf 70 bis 80 vermehrt[1]). Obgleich man längst beobachtet hatte, dass die Fruchtträger verschiedener Pilze, wie Botrytis, Typhula, Agaricus aus Sclerotien hervorwachsen, war es doch erst Léveillé, welcher 1843 nachwies, dass die Sclerotien nichts weniger als Repräsentanten eines selbständigen Genus, sondern vielmehr eine Form des Myceliums sehr verschiedenartiger Pilze sind. Léveillé's Ansicht wurde lange wenig beachtet, bis in neuester Zeit Tulasne auch hier neue Anregung und Aufklärung brachte, und dadurch zahlreiche weitere Arbeiten ins Leben rief.

Man kennt jetzt von einer ziemlich grossen Anzahl Sclerotien die Entwickelung, besonders die Fruchtträger, welche aus ihnen hervorgehen. Andere sind noch minder genau bekannt, so dass in der Nomenclatur noch manche mit den alten Sclerotium-Artnamen, andere mit den richtigen Speciesbenennungen zu bezeichnen sind. Die Pilze, von denen man bis jetzt ein Sclerotienmycelium *mit* Sicherheit kennt, sind aus den verschiedensten Ordnungen und Familien, und es ist nach den vorliegenden Thatsachen mehr als wahrscheinlich, dass ihre Zahl durch genauere Untersuchung gewaltig vermehrt werden wird. Es wird zweckmässig sein, hier zuerst eine Aufzählung der sicher bestimmten bekannten Pilzspecies, welche Sclerotien bilden, mit Hinzufügung des alten Artnamens der zugehörigen Sclerotien zu geben.

Botrytis cinerea P. (= Polyactis sclerotiophila Rabh.) aus Scl. durum. — Botr. erythropus Lév. (Beide gehören, wie im 6ten Capitel nachgewiesen werden wird, in den Formenkreis von Peziza-Arten). — Typhula erythropus (aus Scl. crustuliforme Desm.), T. lactea Tul., T. Todei Fr., T. caespitosa Ces., T. gyrans, T. Euphorbiae Fuckel (aus Scl. Cyparissiae DC.?), T. variabilis Riess (aus Scl. Semen T. und Scl. vulgatum Fr.!) — Pistillaria phacorhiza Fr. (sclerotioides), Pist. micans (aus Scl. laetum Ehr.), P. hederaecola Ces. — Clavaria[2]) complanata (Scl. complanatum Tod.), Clav. scutellata, Clav. minor Lév. — Agaricus arvalis (Scl. vaporarium), Ag. racemosus P. (Scl. lacunosum), Ag. tuberosus Bull (Scl. cornutum), Ag. grossus Lév., Ag. fusipes Bull, Ag. cirrhatus (Scl. truncorum Fr. nach Tulasne). (Viel-

1) Einzelne der früher als Sclerotien beschriebenen Körper sind keine Pilze; so die Wurzelknöllchen von Leguminosen (vgl. Treviranus, Bot. Ztg. 1853, p. 393), welche in den mycologischen Werken (Fries, Syst. Myc. II, 250) als Scl. rhizogonum P., Scl. Medicaginum, Lotorum Biv. aufgeführt werden. Die Bedeutung der oft faust- und kopfgrossen, unterirdischen Pilzknollen: Sclerotium stipitatum Berk. aus Malabar, Sclerotium Cocos Schweinitz (Tukahu der Amerikaner) aus Nordamerika, des Hoelen, Tschuling der Chinesen, auch der neuholländischen knollenförmigen Mylitta australis Berk. ist noch zweifelhaft. Mylitta Pseudacaciae Fr. gehört nach Tulasne zu den Gallen.

2) Clav. complanata nenne ich die aus dem Scl. compl. Tode, Clav. scutellata die aus dem Scl. scutellatum AS. sich entwickelnde Form. (Beide würden nach der älteren Abgrenzung der Arten zu Clav. juncea gehören, sind aber durch die Sclerotien sehr gut unterschieden.

typisch zweijährig, indem es, wie oben angegeben wurde, in einer Vegetationsperiode die Sphacelie und das Sclerotium, in der folgenden aus letzterem die Fruchtträger entwickelt. Typisch mehrjährige monocarpe Pilze sind meines Wissens nicht bekannt.

Um so zahlreicher sind dagegen die typisch pleocarpen Mycelien, d. h. diejenigen, welche perenniren und alljährlich zu bestimmter Zeit neue Fruchtträger entwickeln. Für grössere, zumal nichtfleischige Schwämme ist dies längst bekannt, Fries (Linnaea V, p. 501), Tulasne (Carpol. I, 136), Berkeley (Outlines p. 43) führen eine Menge Beispiele hierfür auf, wie Agaricus platyphyllus Fr., Hydnum coralloides Scop., H. erinaceus Bull, Polyporus fomentarius u. s. f. Die Pietra fungaja in Unteritalien, aus welcher, wenn sie im Keller cultivirt wird, jahrelang die essbaren Hüte des Polyporus tuberaster Jacq. erzogen werden können, besteht wesentlich aus dem Mycelium dieses Schwammes, welches Erdschollen, Steine u. dergl. umwachsen und zu einer festen Masse zusammengeballt hat. Vielleicht mit Ausnahme des letzterwähnten sind die angeführten Beispiele solche, bei denen das Mycelium fädige oder flockige Beschaffenheit hat. Auch das fädige, oft sehr zarte Mycelium vieler pflanzenbewohnender Schmarotzerpilze perennirt, wie Tulasne und ich gezeigt haben, in den ausdauernden Theilen der Nährpflanzen, um alljährlich Zweige in die grünen einjährigen Theile zu senden und hier die Fruchtträger zu entwickeln oder auch in einzelnen Jahren die Fructification auszusetzen und später wieder aufzunehmen. So z. B. Endophyllum Euphorbiae, Sempervivi, Uromyces scutellatus, Puccinia Anemones, Sorisporium Saponariae, Podisoma Juniperi, Peronospora infestans, P. Rumicis und viele andere. Das Perenniren des Myceliums erklärt, warum diese Pilze auf denselben Pflanzenstöcken immer wieder erscheinen, warum sie auf Pfropfreisern, Stecklingen u. s. w., welche von diesen entnommen sind, wieder auftreten; seine Beachtung ist für das Verständniss der Parasitenentwickelung und ihrer Folgen von erster Wichtigkeit. Von perennirenden, alljährlich Fruchtträger treibenden Myceliumsträngen sind die der Phalloideen, wenigstens der einheimischen, zu nennen; auch die Rhizomorphen, deren Fruchtträger freilich noch unbekannt sind, schliessen sich hier an.

Pleocarpe, wenigstens zwei Jahre in bestimmter Jahreszeit Fruchtträger bildende Sclerotien sind die von Clavaria complanata, Typhulae spec., Agaricus racemosus P., nach Tulasne. Nach der Angabe Léveillé's und Hoffmann's (Icon. anal.) scheint sich Agar. fusipes hier anzuschliessen, doch ist die Art wie er perennirt noch genauer zu untersuchen. Auch die Pietra fungaja gehört vielleicht hierher. Eine eigenthümliche Erscheinung berichtet Micheli (N. plant. genera p. 205) von seinem Fungoides Nr. 5, der Peziza Tuba Batsch. Ihr im Boden liegendes Sclerotium treibt im Frühling eine Anzahl von Fruchtträgern und ein neues Sclerotium (dessen Entwickelung verfolgt werden müsste), welches zur Fruchtbildung im nächsten Jahre bestimmt ist. Das erschöpfte vorjährige ist, wenn das neue entsteht, meist noch vorhanden, der unterirdische Theil des Pilzes besteht daher im Frühling aus drei ungleichen Tuberculis.

In dem Perenniren flockiger oder faseriger Mycelien findet wohl die Erscheinung der sogenannten Hexenringe, soweit sie hierher gehört, ihre Erklärung, d. h. die auf Waldboden und Rasen oft vorkommende Anordnung zahlreicher gleich-

artiger Fruchtträger von Agaricis zu grossen Ringen oder Halbringen. Eigentliche Untersuchungen über die Ursache dieser Erscheinung liegen zwar nicht vor. Bei der Cultur von rasch wachsenden Schimmel- und Schmarotzerpilzen sieht man aber häufig die Bildung der Hexenringe im kleinen Maassstabe. Das Mycelium verbreitet sich von dem Punkte seiner ersten Entwickelung aus in centrifugaler Richtung und bildet in derselben Folge immer neue Fruchtträger; diese ordnen sich sehr oft (z. B. Oidium fructigenum, viele Puccinien, Uromycesarten) in concentrische Ringe. Sterben die Fruchtträger sehr schnell ab, wie z. B. bei Peronospora infestans auf Kartoffelblättern, so ist immer nur ein Ring frischer Fruchtträger vorhanden.

Es ist leicht aus diesen Erscheinungen die Bildung der Hexenringe zu erklären, wenn man im Auge behält, dass die in Frage kommenden Pilze häufig nur einmal im Jahre zu bestimmter Zeit ihre rasch vergänglichen Fruchtträger bilden, und wenn man annimmt, dass ihr Mycelium perennirt, in centrifugaler Richtung alljährlich sich ausbreitet und in der Nähe seines Verbreitungscentrums entweder abstirbt, oder keine Frucht mehr bildet weil der Boden für den Pilz erschöpft ist. Jedenfalls wird genauere Berücksichtigung des Myceliums auch hier nothwendig sein, um eine sichere Erklärung zu finden.

Wie alt ein perennirendes pleocarpes Mycelium werden kann, ist nicht genau anzugeben. Fries beobachtete das von Ag. platyphyllus sieben Jahre lang; ich fand das von Phallus caninus fünf Jahre, Puccinia Anemones vier Jahre, Aecidium elatinum bis zu sechzehn Jahren perennirend. Da die meisten Mycelien ihr Substrat rasch zerstören und den für sie vorhandenen Nahrungsvorrath erschöpfen, so dürften sie selten ein sehr hohes Alter erreichen.

Die oft rasche Erschöpfung des im Substrat enthaltenen Nahrungsvorrathes ist jedenfalls sehr zu berücksichtigen, wenn es sich um die Bestimmung der typischen Dauer eines Myceliums handelt. Sie ist jedenfalls häufig die Ursache, warum die Vegetation von Pilzen, welche bei genügender Ernährung lange ausdauern können, factisch sehr rasch zu Ende geht. Das primäre Mycelium von Peziza Sclerotiorum hört z. B. nach wenigen Wochen zu wachsen auf, wenn es auf einer Frucht, oder Rübe u. s. f. cultivirt wird, aber nur weil es in dem zersetzten Substrat die geeignete Nahrung nicht mehr findet. Durch Zuführung immer frischen Nahrungsmaterials habe ich es über ein Jahr lang in üppiger Vegetation erhalten und diese hörte erst auf, als die Cultur absichtlich geendet wurde.

Nach den gegebenen Darstellungen brauche ich hier wohl nicht auf die antiquirte Streitfrage einzugehen, ob das Mycelium der Pilze für eine Wurzel oder ein Rhizom oder einen Stengel zu halten sei. Und auch die Unterscheidung verschiedener Myceliumformen mit den Namen Radix, Hyphasma, Hyphostroma, Macula, Circumscriptio, wie sie sich in Corda's Anleitung und bei Krombholz (Essbare Schwämme p. 53) findet, kann hier nach kurzer Erwähnung übergangen werden, da sie sich nur auf Verschiedenheiten im äusserlichen Ansehen gründet und als überflüssig längst verlassen ist.

Litteratur.

Mycelien im Allgemeinen:

Ehrenberg, de Mycetogenesi, l. c.

Tulasne, Fungorum carpol. I, Caput VIII.

Die allgemeinen mycologischen Werke behandeln dieses Capitel meist sehr dürftig.

Haustorien des fadenförmigen Myceliums:

H. v. Mohl, Bot. Zeitung 1853, p. 593.

Tulasne, Fung. Carpol. I. Ann. sc. natur. 4e Série, tom. VI, 299.

de Bary, Champignons parasites. Ann. sc. nat. 4e Série, tom. XX.

Myceliumstränge, Xylostroma etc.:

Rossmann, Beitr. z. Kenntn. d. Phallus impudicus. Bot. Ztg. 1853, Nr. 11.

Tulasne, Fungi hypogaei, p. 2. Fungor. Carpolog. l. c.

H. Hoffmann, Bot. Ztg. 1856, p. 155.

Palisot de Beauvois, Annales du Muséum d'hist. natur. Tom. VIII. (1806.) 334.

Dutrochet, Nouv. Ann. Mus. d'hist. nat. III. (1834.) p. 59.

Turpin, Mémoires de l'Acad. des sciences. Tom. XIV. (1838.)

(Turpin u. Dutrochet beschreiben einen und denselben Gegenstand, die Entwickelung des Cantharellus Crucibulum Fr. aus netzförmig verzweigtem Mycelium.)

Fries, Plantae homonemeae, p. 213—17.

Léveillé, Ann. sc. nat. 2. Sér., tom. XX, p. 247.

de Bary, Ueber Anthina. Hedwigia I, p. 35. Beitr. zur Morphol. u. Physiol. d. Pilze I, 1864.

Rhizomorphen speciell.

Aeltere Litteratur s. Streinz, Nomenclator. Bail, Tulasne, ll. cc. Palisot de Beauvois l. c.

Ehrenberg, De Mycetogenesi, l. c. p. 169.

Eschweiler, Commentatio de generis Rhizomorphae fructificatione. Elberfeld 1822.

Nees v. Esenbeck, Nov. Act. Ac. Natur. Curios. XI, 654; XII, 875.

Schmitz, Ueber den Bau etc. der Rhizomorpha fragilis Roth. Linnaea 1843, p. 478. Taf. 16, 17.

Tulasne, Fungi hypogaei p. 187. Fung. Carpol. l. c.

Bail in Hedwigia I, p. 111. Abhandl. über Rhizomorpha und Hypoxylon, N. Act. Ac. Nat. Curios. Band 28. (1861.)

Lasch, Bemerkgn. über Rhizomorpha. Hedwigia I, 113.

Otth, Ueber die Fructification der Rhizomorpha. Mittheilungen der Naturf. Ges. Bern 1856.

v. Cesati, Rabenh. Herb. Mycol. Nr. 1931.

Caspary, Bemerkg. über Rhizomorphen. Bot. Ztg. 1856, p. 897.

Sclerotien und verwandte Formen:

Micheli, Nova plantarum genera. Flor. 1729.

Tode, Fungi Mecklenburg. p. 2.

Fries, Syst. Mycol. II.

Decandolle, Mém. Mus. d'hist. natur. Tom. II, 420.

Léveillé, Mémoire sur le genre Sclerotium. Ann. sc. nat. 2e Série, tom. XX.

Corda, Icon. fung. Tom. III.

Tulasne, Mémoire sur l'Ergot des glumacées. Annales sc. nat. 3e Série, tom. XX. (1853.)

Kühn, Krankh. d. Culturgewächse p. 113, Taf. V.

(Die ungemein umfangreiche Litteratur über das Sclerotium von Claviceps = Secale cornutum, Mutterkorn, siehe bei Tulasne l. c. und in den pharmacognostischen Handbücher, die ältere bei Wiggers, Dissert. in Secale cornutum. Götting. 1831.)

Tulasne, Ann. sc. nat. 4e Série, tom. XIII. (1860) p. 12. Select. Fungor. Carpolog. Caput VIII.

Berkeley, Crypt. Bot. p. 256.

Bail, Sclerotium und Typhula. Hedwigia I, 93.

v. Cesati, Note sur la véritable nature des Sclerotium. Bot. Ztg. 1853, p. 73.

Coemans, Rech. sur la genèse et les métamorphoses de la Peziza Sclerotiorum Lib. Bullet. Acad. Belg. 2e Sér. T. IX, Nr. 1.

Wertendorp, Ibid. Tom. VII, p. 80.

Münter, Ibid. Tom. XI, Nr. 2.

Fuckel, Bot. Ztg. 1861. — Enumeratio Fungor. Nassoviae I. (1861) p. 100. (Typhula, lapsu calami Claviceps Euphorbiae.)

Kühn, Mittheil. d. Landw. Instituts Halle I. 1863.

Hoffmann, Icon. anal. Fung. Heft 3.

Gasparrini, Ricerche sulla natura della pietra fungaja e sul fungo vi soprannasce. Napoli 1841.

Ueber denselben Gegenstand: Treviranus, Vers. d. Naturforsch. in Bremen. S. Flora 1845, 17. Berkeley, crypt. bot. 288. Tulasne l. c.

Mylitta und verwandte Formen:

Oken, Isis, 1825.

Léveillé, l. c. Tulasne Fungi hypogaei, 197. Sel. Fung. Carpol. l. c.

Corda, Icon. fung. VI, tab. IX, 93.

Berkeley, Crypt. Bot. 254, 288. Gardener's chronicle 1848, p. 829.

Berkeley, Currey, Hanbury, Procedings Linn. Soc. London. III. (1858) 102. Transact. Linn. Soc. London. XXIII, 91, Tab. IX, X.

Capitel 3.

Der Fruchtträger.

Als Fruchtträger sollen die von dem Mycelium entspringenden, die Fortpflanzungsorgane erzeugenden und tragenden Körper bezeichnet werden. Fortpflanzungsorgane nenne ich hierbei die in dem nächsten Abschnitte zu beschreibenden Zellen, welche die Keime neuer Individuen sind (Sporen, Conidien u. s. w., ich will sie hier schlechthin Sporen nennen), sowie die Mutterzellen, von welchen sie unmittelbar erzeugt werden (Sporenmutterzellen, Basidien, Asci u. s. w.).

Es mag hier wiederholt werden, dass die Fruchtträger von den Mycelien der Regel nach durch ihr factisch mit der Sporenbildung begrenztes Wachsthum unterschieden sind, wie die Inflorescenzen der Phanerogamen von den unbegrenzt wachsenden Laubtrieben. In den weitaus zahlreichsten Fällen ist ihre Entwickelung mit einmaliger Fructification und meist binnen sehr kurzer Zeit abgeschlossen, wie schon das allbekannte Beispiel der fleischigen Hutschwämme lehrt. Nicht selten steht aber das Wachsthum zwar mit der ersten Fruchtbildung still, um jedoch später von neuem anzuheben und wiederholte Fruchtbildung eintreten zu lassen. Es ist ferner hier einstweilen kurz anzugeben, dass eine und dieselbe Pilzspecies oft mehrerlei in Form und Bau von einander verschieschiedene Fruchtträger bilden kann, sei es dass dieselben einander in einem

Generationswechsel folgen, sei es dass sie in bestimmter Succession oder anscheinend regelloser Folge von ein und demselben Mycelium erzeugt werden.

Nach ihrem Bau sondern sich die Fruchtträger zunächst in zwei Gruppen, solche die aus einem einzelnen Pilzfaden bestehen: Fruchthyphen, Fruchtfäden, und solche, die einen zusammengesetzten Pilzkörper darstellen: Fruchtkörper.

I. Fruchthyphen.

Die Fruchthyphen sind Zweige der Myceliumfäden, meist vertical von diesen sich erhebend, ihrerseits oft mannigfaltig und meist sehr characteristisch verzweigt, im Uebrigen nur Gattungs- und Artunterschiede darbietend, deren Besprechung nicht hierher gehört. Nach einem für jede Species bestimmten, einige Millimeter nur selten (z. B. bei Mucorinen) überschreitenden Längenwachsthum, bildet sich die Endzelle des Fruchtfadens und seiner Zweige zur Sporenmutterzelle aus, oder, bei einzelligen schlauchförmigen Hyphen, erzeugt jedes Ende eine bis viele Sporen auf die in den folgenden Capiteln zu beschreibende Weise. Das Spitzenwachsthum des Fruchtfadens steht hiermit still und zwar in den meisten Fällen für immer, nach Ausbildung der Sporen geht der sie tragende Faden schneller oder langsamer zu Grunde (Penicillium, Eurotium, Mucorinen, die meisten Peronosporae etc.). Gerade die fadenförmigen Fruchtträger bieten aber auffallende Beispiele für den Fall dar, dass nach dem Reifen der ersten Sporen ein neues Wachsthum des Trägers anhebt, welches bald durch eine neue Fruchtbildung begrenzt wird, und dass derselbe Process sich an einem Faden oder Zweige oft mehrmals hintereinander wiederholen kann. Einen solchen Fall stellt schon das oft beschriebene Durchwachsenwerden der entleerten Sporangien von Saprolegnia, das Hervorsprossen neuer fruchtbildender Zweige unter denen von Achlya prolifera dar, und die ähnlichen bei anderen Saprolegnieen beobachteten Erscheinungen. (Vergl. die im 4ten und 5ten Capitel zu citirenden Beschreibungen.) Ein Paar andere Beispiele mögen hier noch beschrieben werden.

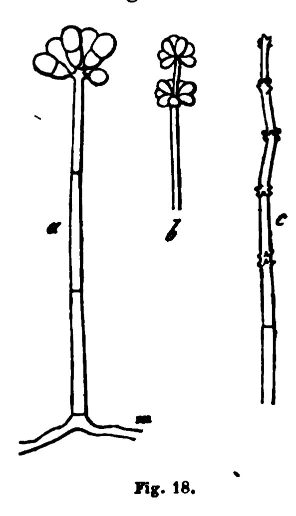


Fig. 18.

Die Fruchthyphen von Gonatobotrys und Arthrobotrys sind kurze, aufrechte, der Regel nach einfache oder mit einzelnen Zweigen versehene Reihen cylindrischer Zellen. Die Spitze der obersten Zelle schwillt leicht an und treibt zahlreiche, dicht gedrängte Ausstülpungen, welche miteinander ein kugeliges Köpfchen darstellen und zu Sporen heranwachsen. Nach ihrer Reife beginnt die Spitze des Fruchtträgers von neuem sich zu verlängern und wächst durch das Köpfchen durch, dieses wird hierdurch zu einem die Seitenfläche des Fruchtträgers umgebenden Quirl; das durchgewachsene Ende des

Fig. 18. Arthrobotrys oligospora Fres. *a* Fruchtträger mit dem ersten Sporenköpfchen. *m* Mycelium. *b* Zweites Köpfchen über dem ersten. *c* Ende eines Fruchtfadens mit den Spuren von 5 Köpfchen. Nach Fresenius copirt.

Fruchtträgers erreicht etwa die Länge einer der Gliederzellen des letzteren, grenzt sich über dem ersten Sporenköpfchen durch eine Querwand ab und bildet dann auf seinem Scheitel ein neues, dem ersten gleiches. Derselbe Vorgang kann sich sechsmal und noch öfter wiederholen, so dass der Fruchtträger zuletzt mit zahlreichen, um eine Zellenlänge von einander entfernten Sporenquirlen besetzt ist, oder, nach dem Abfallen der Sporen, ihre früheren Ansatzstellen erkennen lässt. (S. Fresenius, Beitr. Taf. III, V. Corda, Prachtflora. Coemans, Spicilège, Nr. 8.) (Fig. 18.)

Die Fruchtträger von Peronospora infestans sind gerade, aufrechte, querwandlose Hyphen, welche unter ihrer Spitze zwei bis mehrere wechselständige, kurze Zweige treiben. Diese sind sammt dem Ende des Stammfadens zuerst fein zugespitzt, sie verhalten sich dem letzteren bei allen ferneren Veränderungen gleich und diese erfolgen in ganz normalen Fällen gleichzeitig in den Stammwie in den Zweigspitzen, beide können daher miteinander kurzweg die Spitzen heissen. Jede Spitze bildet nun eine endständige Fortpflanzungszelle (Conidie), welche die Form einer Citrone hat und deren Längsachse genau in der Verlängerung ihres Trägers liegt. Die Basis jeder Conidie verschmälert sich plötzlich in ein kurzes, von dem Träger durch eine Querwand abgegliedertes Stielchen. Sobald mit der Entstehung letztgenannter Querwand die Reife der Conidien erfolgt ist, schwillt die Spitze unterhalb des Stielchens leicht an, beginnt sich vorzuschieben und drängt hierdurch die Conidie derart zur Seite, dass diese alsbald mit ihrem Träger einen rechten Winkel bildet. Nun schwillt der Träger an der Ansatzstelle der Conidie zu einer kleinen, schmal flaschenförmigen Blase an und sein oberes Ende streckt sich gleichzeitig in die Länge, um wiederum die Beschaffenheit einer pfriemenförmigen, conidienbildenden Spitze anzunehmen. An dieser findet nach einiger Zeit der soeben beschriebene Vorgang von neuem statt. Derselbe wiederholt sich an einem Träger in der Regel drei- bis vier-

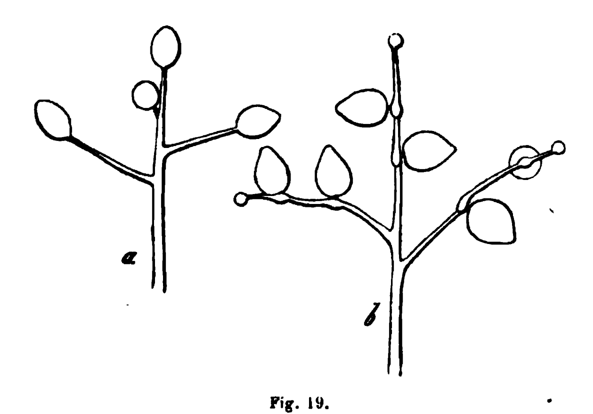


Fig. 19.

mal, an sehr üppigen Exemplaren aber bis zu zwölf- und vierzehnmal. Aeltere Fruchthyphen tragen daher, wenn man sie trocken betrachtet, eine Anzahl seit-

Fig. 19. Peronospora infestans. Ende der Fruchthyphen. *a* Bildung der ersten Conidie auf den Spitzen. *b* je zwei Conidien reif, die Bildung der dritten beginnend. Vergr. etwa 200.

licher, ziemlich gleichmässig von einander entfernter, rechtwinkelig abstehender Conidien, von denen jede einer flaschenförmigen Anschwellung ansitzt (Fig. 19). Da die reifen Conidien im Wasser augenblicklich abfallen, so findet man an mit Wasser behandelten Präparaten die älteren fruchttragenden Zweige von Strecke zu Strecke flaschenförmig angeschwollen und höchstens auf der Spitze eine noch nicht völlig reife Conidie.

Die unter dem Namen Botrytis cinerea bekannten Fruchthyphen gewisser Pezizen tragen unter ihrer Spitze mehrere rispenartig zusammengestellte Seitenzweige, von denen die unteren wiederum verästelt sind. Die etwas angeschwollenen, abgerundeten Enden des Hauptfadens sowohl als der Zweige schnüren auf ihrer Oberfläche gleichzeitig viele Sporen ab. Mit der Reife letzterer stirbt sowohl die sporentragende Endzelle des Fadens als auch die ganzen Seitenzweige ab, sie vertrockenen und sind zuletzt kaum mehr kenntlich, die Sporen selbst werden regellos zusammengeballt. Dagegen beginnt in der unter dem vertrockneten fruchttragenden Ende gelegenen Zelle ein neues Wachsthum: sie streckt sich entweder einfach in die Länge, um alsbald einen neuen Fruchtstand zu bilden, oder sie treibt gleichzeitig einen bis mehrere starke Seitenäste, welche sich dem Hauptfaden gleich verhalten. Bildung und Durchwachsung der Fruchtstände kann sich auch hier an einem Faden mehrmals wiederholen: an alten Exemplaren sieht man die Spuren der abgeworfenen sporenbildenden Zweige in Form kreisrunder, etwas nach aussen vorspringender Narben (vgl. Fresenius, Beitr. Taf. II.).

Diesen Beispielen schliessen sich streng genommen viele Fälle der im 4ten Capitel zu beschreibenden succedanen Sporenabschnürung an.

II. Fruchtkörper.

Die aus vielen Hyphen zusammengesetzten Fruchtkörper sind den Formen nach sehr mannigfaltig. Die bemerkenswerthesten, wie die gestielten oder stiellosen, schirm- oder fächerförmigen Hüte (pilei) der Hymenomyceten, die Peridien der Gastromyceten und Tuberaceen, und von den übrigen, welche unter den Namen Stromata, Receptacula zusammengefasst werden, die verzweigten, strauchartigen Körper der Clavarien, die Becher der Pezizen, u. s. f. — alle diese dürfen hier wohl als bekannt betrachtet werden.

Die specielle Beschreibung der einzelnen Formen ist Sache der Systematik.

Bei der Darstellung des Baues und der Entwickelungsgeschichte, um die es sich hier handelt, ist vor allem die fast ganz allgemeine Erscheinung hervorzuheben, dass die Fortpflanzungsorgane (Sporenmutterzellen) an dem Fruchtkörper nicht vereinzelt, sondern in grosser Zahl bei einander gebildet zu werden pflegen. Sie stellen für sich allein oder mit zwischengestellten haarähnlichen Organen geschlossene Schichten oder Complexe von oft beträchtlicher Ausdehnung dar. Man bezeichnet diese zweckmässiger Weise mit dem gemeinsamen Namen Hymenium, Fruchtschicht, Fruchthaut, Sporenlager, wenn auch die beschreibende Mycologie für die Hymenien einzelner Ordnungen passend besondere Wörter gebraucht und den Ausdruck Hymenium speciell für die Hymenomyceten reservirt. Nur bei wenigen Fruchtkörpern, nämlich den unter den Namen Isaria, Ceratium bekannten Formen (Corda, Icon. IV, Taf. X), kann

von einem Hymenium im Grunde nicht geredet werden; die Reproductionszellen sind hier vereinzelt über die Oberfläche des Trägers zerstreut.

Ihrem Bau und besonders ihrer Entwickelungs- und Wachsthumsweise nach sondern sich die Fruchtkörper zur Zeit in vier, den Abtheilungen des Systems nicht überall entsprechende Gruppen, nämlich:

1) Gymnocarpe Fruchtkörper;
2) Fruchtträger der mit Schleier versehenen Agaricinen und Boleten;
3) Fruchtkörper der Gastromyceten und Tuberaceen; und
4) die der Pyrenomyceten.

1. Gymnocarpe Fruchtkörper.

Unter diesem Namen fasse ich alle diejenigen Fruchtkörper zusammen, bei denen sich das Hymenium auf der freien Oberfläche des Trägers entwickelt und zu keiner Zeit von einer besonderen, dem Pilze selbst angehörenden Hülle oder Decke eingeschlossen ist. Es gehören dahin weitaus die meisten Fruchtträger: welche ausgeschlossen sind, wird durch die Benennung der drei anderen Gruppen angezeigt, und es ist hier nur das Eine noch zu bemerken, dass auch von den Agaricinen und Boleten nur verhältnissmässig wenige, unten specieller zu bezeichnende der zweiten Gruppe angehören; viele derselben, sowie alle übrigen Hymenomyceten gehören zu der ersten.

Von der äusseren Gestalt der gymnocarpen Fruchtkörper ist hervorzuheben, dass sie entweder in Form flacher, mehr oder minder hautartiger Ausbreitungen dem Substrate aufliegen (z. B. Uredineen, die sogenannten umgewendeten [resupinati] Hymenomyceten), oder sich mehr oder minder von dem Substrat erheben. In dem ersten Falle pflegt die ganze freie Oberfläche des Körpers von dem Hymenium bedeckt zu sein, in den anderen nimmt letzteres nur einen bestimmten Theil ein; bei den stiel- und strauchartigen Formen (Clavaria, Typhula, Calocera) die obere Region, bei den becherförmigen (Guepinia, Peziza) die Innenfläche des Bechers, bei den schirm- und fächerförmigen Hüten der Hymenomyceten die untere Seite des Hutes. Es ist daher in den letztgenannten Fällen zwischen der sterilen und hymeniumtragenden Region oder Hymenialfläche des Fruchtkörpers zu unterscheiden.

Die Hymenialfläche selbst ist, unabhängig von den soeben bezeichneten Verschiedenheiten, entweder glatt, höchstens mit unbedeutenden, so zu sagen zufälligen Prominenzen versehen und von der sterilen Oberfläche nur durch den anatomischen Bau und durch Farbe, Glanz, Behaarung unterschieden (z. B. Clavaria, viele Thelephoren, Guepinia, Peziza u. s. f.), oder sie ist ausgezeichnet und oft ausserordentlich vergrössert durch bestimmt gestaltete Falten und Vorsprünge: z. B. unregelmässige, durch tiefe, enge Furchen getrennte Runzeln (Tremella, Helvella); Platten oder Lamellen, welche strahlig gegen den Rand des schirm oder fächerförmigen Hutes divergiren (Agaricini) oder mit dem Hutrande concentrisch verlaufen (Cyclomyces); stachel- oder zahnartige Vorsprünge (Hydnum, Radulum, Irpex); netzförmig anastomosirende Platten oder Falten, welche im Vergleich zu der Weite der Maschenräume zwischen ihnen entweder niedrig, flach (Merulius, Favolus, Morchella) oder von so bedeutender Höhe sind, dass die Maschen als lange, enge, seitlich mit einander verwachsene Röhren (Tubuli, Pori) erscheinen (Polyporus, Boletus). Bei Fistulina ist

die Hymenialfläche dicht besetzt mit engen, untereinander freien Röhrchen, welche innen vom Hymenium ausgekleidet werden.

Der innere Bau des Fruchtkörpers muss, nach dem was wir für die Structur der Pilze überhaupt kennen, abhängen von der Anordnung der ihn zusammensetzenden Hyphen und von der Form, Verbindung und speciellen Structur ihrer einzelnen Glieder. Den einfachsten Bau dürfte er bei der Discomycetengattung Exoascus besitzen, wo er eine einfache Lage von Zellen darstellt, wie unten näher beschrieben werden wird.

Bei den massiger entwickelten Körpern lassen sich im erwachsenen Zustande die einzelnen Hyphen entweder deutlich von einander unterscheiden und trennen, der ganze Körper erscheint daher aus Fäden zusammengefügt, von fädiger oder faseriger Structur; oder die Hyphen sind derart zwischen einandergeschoben, verflochten und gleichzeitig kurzzellig, dass sie das im 1ten Capitel als Pseudoparenchym bezeichnete Gewebe bilden. Auch an intermediären Bildungen und Combinationen zwischen den beiden Structurformen fehlt es nicht.

Bei fädiger Structur ist die Anordnung und der Verlauf der Hyphen oft schon mit blossem Auge auf der Durchschnitts- oder Bruchfläche als Faserung zu erkennen, und steht in den meisten, wo nicht in allen Fällen zu der Gesammtform des Fruchtträgers in bestimmter und sehr einfacher Beziehung. Die Hauptmasse der Hyphen verläuft nämlich von der Anheftungsstelle (Basis) des Körpers gegen seine freien Enden oder Ränder: ein parallel-faseriges Bündel bildend bei den stiel- und strauchartigen Formen, fächerartig ausstrahlend bei den schirm-, fächer- und becherförmigen, nach Art von Kugelradien divergirend wenn der Fruchtträger die Gestalt einer Kugel oder eines Kugelabschnittes hat. Sind die Becher, Hüte u. s. w. gestielt, dann steigen die Hyphen im Stiele parallel aufwärts, um von seinem oberen Ende aus der Gestalt des Körpers entsprechend zu divergiren. (Vgl. z. B. Fig. 17 Seite 39 und die in diesem Kapitel folgenden Figuren). Häufig, wie in den Stielen vieler Agaricinen, den Hüten von Thelephora hirsuta u. a. ist der bezeichnete Verlauf höchst regelmässig, die Hyphen laufen schnurgerade oder in ganz glatten Bogenlinien. Senkrecht zur Faserung geführte Durchschnitte zeigen dann, zumal bei fester Verbindung der Hyphen, nur ihre Querschnitte und haben daher auch hier und da zu unrichtiger Auffassung der Structur verleitet. (S. z. B. Corda, Ic. III, fig. 134, Thelephora hirsuta.) Meistens sind die Fäden dagegen vielfach wellenförmig gebogen und dabei durcheinander geschlungen; mehr oder minder zahlreiche Zweige oft nach den verschiedensten Richtungen zwischen die anderen geschoben (z. B. Hutfleisch vieler Agarici). Richtig geführte Durchschnitte lassen jedoch in den meisten Fällen auch aus dem anscheinend ordnungslosen Gewirr einen Hauptfaserverlauf herausfinden, welcher der angegebenen Regel entspricht.

Bei den von der Basis nach der Peripherie breiter werdenden und aus divergirenden Fasern bestehenden Körpern sind die Fäden entweder überall durchschnittlich gleich stark und gleich dicht gestellt, oder ihre Stärke sowohl wie die Breite der Zwischenräume zwischen ihnen nehmen mit der Entfernung von der Basis ab. Hieraus folgt nach dem was über das Wachsthum der Hyphen im

Allgemeinen bekannt ist, dass die Zahl ihrer Verzweigungen mit der Entfernung von der Basis zunimmt.

Die Zahl derjenigen Fruchtkörper von fädigem Bau, bei denen keine bestimmte Richtung der Faserung wahrnehmbar ist, die Fäden vielmehr regellos nach allen Seiten ausgezweigt und durcheinandergeschlungen sind, dürfte sich bei genauerer Untersuchung als eine relativ kleine ergeben. Vorläufig sind allerdings noch ziemlich viele Gruppen und Genera (Tremella, Uredineen, die parasitischen Discomyceten wie Rhytisma, der Hut von Morchella, Helvella, Hypochnus u. s. w.) hier zu nennen.

Die gymnocarpen Fruchtträger mit pseudoparenchymatischer Structur sind im Speciellen höchst mannigfaltig gebaut, ihre Zellen meist anscheinend ganz regellos gestellt (z. B. Peziza hemisphaerica, vesiculosa, confluens, Ascobolus furfuraceus). Der Ursprung des Pseudoparenchyms wird meistens verrathen durch mehr oder minder zahlreiche typische Hyphen, welche zwischen seine Zellen eingeflochten sind und mit diesen öfters in reihenweisem Zusammenhange stehen. Eine Aufzählung aller bis jetzt bekannten — noch sehr zerstreuten — Einzelheiten liegt ausserhalb des Zweckes dieser Arbeit. Als Beispiel für pseudoparenchymatisches, mit typischen Hyphen constant combinirtes Gewebe möge hier der Bau der Fruchtträger bei den Agaricinen-Gruppen Russula Fr. und Lactarius Fr. beschrieben werden (vgl. Fig. 20). Corda, Bonorden und Hoffmann haben auf seine Eigenthümlichkeiten aufmerksam gemacht. Die Fruchtträger dieser Pilze sind bekanntlich runde, schirmförmige Hüte mit centralem, dickem Stiel und von fest fleischiger Consistenz.

Durchschnitte nach verschiedenen Richtungen durch Hut und Stiel der Russulae geführt (bei R. integra und R. olivacea von Bonorden, bei R. integra Fr. pileo rubro und R. adusta P. von mir untersucht) zeigen, mit Ausnahme der äussersten, hier zunächst nicht zu betrachtenden Oberfläche, überall zweierlei Gewebe; nämlich grosse Gruppen von weiten, wasserhellen, rundlichen Zellen und bandartige Stränge, welche von dünnen, protoplasmareichen, ästigen Hyphen gebildet werden. Die wasserhellen, rundzelligen Gruppen haben im Stiele unregelmässig längliche Gestalt, abgerundete oder zugeschärfte Enden, ihr Längsdurchmesser läuft dem des Stieles parallel. In dem Hutfleisch sind sie rundlich und ganz regellos geordnet. Sie sind allenthalben von den dünnfädigen Platten und Strängen derart umsponnen, dass letztere auf Durchschnitten ein unregelmässiges Netzwerk darstellen, dessen weite Maschen von dem rundzelligen Gewebe ausgefüllt werden. Die Anordnung der Zellen des letzteren ist in der Mitte des Stieles und im Hut eine anscheinend ordnungslose; gegen die Oberfläche des Stieles hin stehen sie in unregelmässig horizontalen Reihen, resp. Lagen. Die Grösse der ganzen Gruppen sowohl wie ihrer einzelnen Zellen nimmt von der Mitte gegen die Oberfläche des Fruchtträgers hin allmählich ab, die Mächtigkeit der feinfädigen Streifen zu. Die Faserung der letzteren ist im Stiele vorwiegend longitudinal, im Hute ganz ordnungslos. Allenthalben sieht man von ihren Hyphen vereinzelte Aeste in das rundzellige Gewebe eintreten, in diesem sich, unregelmässig verästelt, verbreiten. Genauere Untersuchung zerfaserter Schnitte lässt leicht erkennen, dass die runden Zellen mit den sie umspinnenden und zwischen ihnen verbreiteten Hyphen derart im Zusammenhange stehen, dass sie Glieder bedeutend erweiterter, rosenkranzförmiger Zweige der-

selben darstellen. Auch fehlt es nicht an Uebergangsformen zwischen den genau runden Zellen und den schmalen cylindrischen Gliedern der eingeflochtenen und umspinnenden Hyphen. Auf letzteren Punkt hat Bonorden zuerst aufmerksam gemacht. Der Zusammenhang und die Entwickelung der beiderlei Gewebe bleiben übrigens noch genauer zu untersuchen.

Der Bau der Milchblätterschwämme ist von Bonorden vorzugsweise bei Lactarius pallidus, von Hoffmann bei L. mitissimus, von mir bei L. subdulcis, chrysorrhoeus und deliciosus untersucht worden. Er ist dem der Russulae insoferne gleich, als auch hier Gruppen weiter rundlicher Zellen gleichsam eingesetzt sind in ein Geflecht feiner, cylindrischer Hyphen (Fig. 20). Die Gestalt der grosszelligen Gewebegruppen ist eine ähnliche wie bei Russula, nur sind sie in der Regel im Vergleich mit den dünnfädigen Streifen schmäler und schärfer umgrenzt wie bei der genannten Gattung. Im Stiele sind sie oft sehr in die Länge gestreckt und nicht selten in longitudinaler Richtung verzweigt oder mit anderen anastomosirend. Auf Querschnitten, zumal im Stiele, zeigen die Zellen von vielen der grosszelligen Portionen eine ei- oder keilförmige Gestalt und sind, in

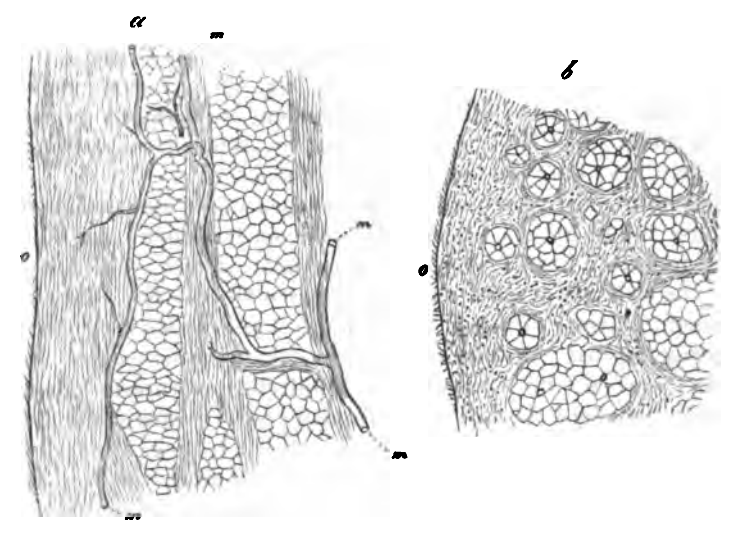


Fig. 20.

der Regel zu fünf bis sechs, um ein kleines Mittelfeld so geordnet, dass ihre schmalen Enden gegen letzteres hin convergiren. Sie bilden somit auf dem Querschnitte eine Rosette. Die so geordneten Zellen setzen entweder allein die grosszellige Gruppe zusammen, oder sind von einer bis mehreren unregelmässig concentrischen Schichten rundlicher Zellen umgeben; andere Gruppen zeigen im Querschnitte zwei Rosetten, noch andere endlich von der Rosettenanordnung keine Spur. Das kleine kreisförmige Mittelfeld der Rosetten wird gebildet durch den Querschnitt einer engen, cylindrischen, zartwandigen, wasserhellen Inhalt

Fig. 20. Lactarius subdulcis Fr. Aeussere Region des Stiels. *a* Längsschnitt, *b* Querschnitt. *o* Oberfläche. *m* Milchsaftröhre. Vergr. 90fach.

führenden Hyphe, welche, wie Längsschnitte zeigen, in meist stark geschlängeltem Verlaufe die grosszellige Gewebegruppe der Länge nach durchzieht. In den feinfädigen Gewebestreifen, sowohl dicht neben den grosszelligen Gruppen als von diesen getrennt und niemals in dieselben eintretend verlaufen die für Lactarius characteristischen Milchsaftgefässe. Dieselben stellen Röhren dar, welche einen im Vergleich mit den umgebenden Hyphen grossen Durchmesser, eine sehr weiche dehnbare Mebran besitzen und mit feinkörnigem, trübem, je nach der Species verschieden gefärbtem, aus dem verletzten Pilze in dicken Tropfen hervorquellendem Milchsafte strotzend angefüllt sind. Der Milchsaft gerinnt durch die Siedhitze und durch Einwirkung von Alkohol. Um den Verlauf seiner Behälter auf Durchschnitten zu untersuchen ist es daher zweckmässig, die Pilze kurze Zeit in Alkohol zu legen; um die Gefässe freizupräpariren, werden die Theile des Pilzes vorher am besten kurze Zeit mit Wasser gekocht. Nach solcher Präparation erkennt man, dass besagte Röhren nach allen Seiten hin zahlreiche starke Aeste absenden, die häufig Hförmige Verbindungen zwischen zwei Hauptstämmen, niemals jedoch, soweit meine Beobachtungen reichen, engmaschige Netzverbindungen bilden. Hier und da entsenden die stärkeren Aeste feine, kurze, in sehr dünne, geschlossene, blinde Enden auslaufende Zweige. Zumal in älteren Exemplaren findet man nicht selten die Milchsaftröhren durch einzelne, weit von einander entfernte Querwände getheilt. Besagte Organe durchziehen das Hyphengeflecht des ganzen Fruchtkörpers, ihre feinen Verzweigungen dringen bis dicht unter die Oberfläche des letzteren.

Vorstehende Darstellung stimmt mit Hoffmann's Angaben in der Hauptsache überein, nur dass Hoffmann statt der geschlängelten Hyphe einen dieser gleichgestalteten Intercellulargang in der Mitte der Rosetten beschreibt. Bei den Arten, welche ich untersucht habe, besonders deutlich bei L. subdulcis und deliciosus, hat besagter Gang unzweifelhaft eigene Wände, welche sogar hier und da von denen der angrenzenden Zellen durch deutliche Intercellularräume getrennt sind. Möglich jedoch, dass bei verschiedenen Arten in dieser Beziehung Unterschiede vorhanden sind. Russula foetens var. lactiflua Corda (Icon. IV. Tab. X) hat jedenfalls einen dem beschriebenen sehr ähnlichen Bau. Worin die Differenzen zwischen Corda's und der obigen Darstellung ihren Grund haben, lasse ich dahin gestellt. Schleiden's Angabe, derzufolge der Milchsaft von Agaricus deliciosus »bestimmt in kleinen Gruppen parenchymatischer Zellen« enthalten ist, entbehrt aller Begründung. Desgleichen die unklare Darstellung bei Kützing (Phil. Bot. I, p. 247).

Es mag hier der Ort sein anzuführen, dass Milchsaft führende Röhren oder langgliederige Hyphen von de Seynes auch in dem sonst gleichförmig faserigen Gewebe des Fruchtträgers von Fistulina hepatica aufgefunden worden sind. Aehnliche Organe, d. h. lange, mit einem dichten, oft glänzenden Inhalt erfüllte Röhren kommen noch manchen anderen fleischigen Schwämmen, zumal Agaricinen, zu (z. B. Agar. praecox, Agar. olearius nach Tulasne). Sie sind noch genauer zu untersuchen.

Neben der bisher betrachteten allgemeinen Anordnung und Gestaltung der Formelemente lassen sich in dem Gewebe der meisten Fruchtkörper verschiedene Schichten unterscheiden. Die nicht fruchttragende Oberfläche wird nämlich in

den meisten Fällen von einer besonderen peripherischen Rinden=Corticalschichte (in besonderen Fällen Pellicula, Cutis u. s. w. genannt) gebildet, auf der fruchttragenden Fläche ist die Hymenialschichte zu unterscheiden, die übrige meist grösste Masse des Körpers mag als Mark- oder Medullarschichte bezeichnet werden. Je nach dem einzelnen Falle findet zwischen den bezeichneten Hauptlagen eine scharfe Abgrenzung oder ein allmählicher Uebergang statt, und jede derselben kann sich wiederum in untergeordnete Lagen sondern.

Die Rinde ist von der Medullarschichte entweder nur durch Bau, Grösse. Festigkeit der Verbindung ihrer Elemente, bei gleicher Anordnung (Faserung derselben, oder auch in letzerer Beziehung verschieden.

In dem ersteren Falle ist es Regel, dass die Rindenelemente enger, dichter miteinander verbunden, die ganze Schicht somit von festerem Gefüge ist, als die Medullarsubstanz. So bei sehr vielen fleischigen oder knorpeligen Schwämmen (z. B. den grösseren Clavarien, Calocera, vielen Agaricinen, Pezizen, dem Stroma parasitischer Discomyceten, wie Rhytisma, u. s. w.). Unter die hierhergehörenden Einzelfälle sind auch die oben beschriebenen Lactarii zu rechnen (vgl. Fig. 20). Ihre sterile Oberfläche wird, zumal am Stiele, von einer mächtigen Lage dichten, feinfädigen Gewebes ausschliesslich gebildet. Gegen diese Corticallage hin werden die parenchymähnlichen, grosszelligen Gewebegruppen allmählich kleiner und kleinzelliger. Bei vielen Pilzen von derber, leder- bis holzartiger Consistenz sind dabei die Zellen der Corticalschicht mit gefärbten, verholzten Membranen versehen, die Medullarelemente nicht (z. B. Rhytisma. Peziza hemisphaerica u. a., Thelephora hirsuta u. s. f.). Auch der umgekehrte Fall, grössere Weichheit der Rinden-, festere Consistenz der Medullarsubstanz kommt nicht selten vor. So ist die Oberfläche vieler fest-fleischiger Agaricinen überall (Agar. Mycena vulgaris) oder theilweise (z. B. Hut von Russula integra) von einem weichen, in Wasser bis zum Zerfliessen quellenden Gallertfilz überzogen. Bei Agaricus stypticus besteht die Rindenschicht grösstentheils aus einem zähen, hyalinen Gallertfilz, das Medullargewebe aus einem Geflechte cylindrischer, derbwandiger Hyphen mit lufterfüllten Lücken. Eine detaillirte Beschreibung aller einzelnen bekannten Fälle würde hier nicht am Platze sein.

Der zweite Fall, dass die Elemente der Rinde eine von denen der Markschicht verschiedene Anordnung zeigen, kommt bei Fruchtträgern mit faseriger Structur häufig, und zwar in folgender Form vor. Im Umfange des der Gestalt des Körpers entsprechend gefaserten Markes gehen von den Hyphen desselben zahlreiche Zweige ab, welche sich plötzlich oder in einem stets nach dem freien Rande oder der Spitze des Fruchtträgers convexen Bogen gegen die Oberfläche wenden, um in dieser nach mehr oder minder reicher Verästelung zu endigen. Die Enden bilden dabei entweder ein ordnungsloses, fädiges oder pseudoparenchymatisches Geflecht (z. B. Auricularia mesenterica, holzige Polypori), oder sie verlaufen untereinander parallel und dicht gedrängt schräg oder senkrecht zur Oberfläche, die Rinde besteht somit aus pallisadenartig geordneten Hyphenzweigen. So z. B. Peziza Sclerotiorum; die Stiele von Helvella crispa, elastica besitzen eine aus senkrecht gegen die Oberfläche laufenden, gross- und kurzzelligen Hyphen gebildete, daher einigermassen parenchymähnliche Corticalschichte auf ihrer Aussenfläche, der hohle Stiel von Morchella esculenta auf der

Aussen- und Innenfläche. Besonders exquisit findet sich die pallisadenartige Structur der Rinde auf der ganzen sterilen Oberfläche von Guepinia contorta[1] und Polyporus lucidus (Fig. 21). Die Marksubstanz des letzteren besteht im Stiele aus dicht und ordnungslos verfilzten Hyphen, im Hute ist sie der fächerförmigen Gestalt desselben entsprechend gefasert. In ihrem Umfange biegen zahlreiche Hyphen nach aussen, ihre Endäste genau senkrecht zur Oberfläche richtend und genau in gleicher Höhe endigend. Die Endäste sind stumpf-cylindrisch-keulenförmig, mit stark verdickten, geschichteten (in Kali bis zum Zerfliessen quellenden) Membranen versehen, und dicht und lückenlos nebeneinandergestellt. Sie bestehen jedenfalls in der Regel — ob immer lasse ich dahingestellt — aus einer einzigen Zelle. Der beschriebenen Structur sowie einer dicken, anscheinend homogenen Cuticula, welche über die stumpfen Enden der Corticalelemente hinläuft, verdankt der Pilz seine bekannte, für das blosse Auge purpurfarbige, spiegelglatte Rinde. Unter der beschriebenen Pallisadenschichte bilden die Hyphen ein wirres, die senkrechten Zweige entsendendes Geflecht, welches im Hute unbedeutend ist, während seine Elemente im Stiel lückenlos verbunden und gleichfalls mit stark verdickten, braunrothen Membranen versehen sind. Polyporus fomentarius besitzt eine ähnlich gebaute Corticalschichte; die senkrechten in der Oberfläche endenden Hyphenzweige derselben sind jedoch so dickhäutig und spröde, dass ich an meinem Material ihre Gestalt und Structur nicht genau ermitteln konnte.

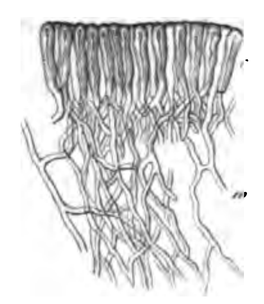


Fig. 21.

Schon die angeführten Beispiele zeigen, dass auch in dieser zweiten Reihe von Fällen die Rindenschichte vielfach durch grössere Derbheit, Verholzung ihrer Elemente von der Markschichte unterschieden ist, und dass andererseits auch hier (Helvella, Morchella) das Umgekehrte vorkommt.

Kleine, einfache Fruchtträger lassen häufig keine Differenz von Cortical- und Medullargewebe erkennen (z. B. Clavaria complanata, Uredineen, Isasia u. s. f.).

Wohl bei der überwiegenden Mehrzahl der Fruchtträger ist die nicht hymeniumtragende Oberfläche mehr oder minder reichlich mit Haaren, Borsten oder Schuppen bedeckt, Anhängseln, welche den gleichnamigen Organen höherer Gewächse an Mannigfaltigkeit der Form und Structur kaum nachstehen dürften.

Die Haare sind bei den Pilzen mit deutlich faseriger Structur Hyphenzweige, welche aus dem dicht verflochtenen peripherischen Gewebe an die Oberfläche treten. Bei den pseudoparenchymatischen Formen entspringen sie, den Haaren

Fig. 21. Polyporus lucidus. Dünner Längsschnitt durch die Oberfläche des Hutes, 190fach vergr. *m* gegen die Oberfläche laufende Markhyphen. *c* Rindenschicht.

1) Dacryomyces contortus Rabenh. Herb. Myc. Nr. 1984. Dieser Pilz ist eine durchaus typische, gestielt-becherförmige Guepinia. Er findet sich in hiesiger Gegend nicht selten im Spätherbst und Winter an faulem Roth- und Weissbuchenholze in Wäldern.

höherer Gewächse ähnlich, von der Aussenseite der oberflächlichsten Rindenzellen, bei Peziza scutellata reicht die oft in mehrere Schenkel gespaltene Basis der derben braunen Haare vielfach in das Medullargewebe, das Haar tritt von da, die Rinde durchbohrend, nach aussen. Was ihren Bau betrifft, so sind die Haare entweder einzellig oder mehrzellig, manchmal verzweigt, ihre Membranen zart oder mehr oder minder verdickt, oft (z. B. Hirneola Auricula Judae Berk.) bis fast zum Verschwinden des Lumens. Grösse, Färbung, Richtung, Besonderung oder Verfilzung wechseln je nach den Arten aufs Mannigfaltigste, der ganze Haarüberzug erscheint daher auch unter den verschiedenartigsten Gestalten und Abstufungen, von dem zartesten Reife oder Flaum an bis zur dichten Borsten- oder Filzbedeckung. Einzelne Beispiele anzuführen wäre überflüssig; die mannigfaltigste Formenreihe der Behaarung dürfte bei den Pezizen zu finden sein.

Bei vielen Pilzen sind die Haare in grösserer oder geringerer Zahl zu Büscheln fest vereinigt, welche, je nach ihrer Länge, Dicke und Zuspitzung dem unbewaffneten Auge als Borsten oder Schuppen (z. B. Polyporus hirsutus, hispidus, Hydnum auriscalpium) oder Warzen (Hydnum gelatinosum) erscheinen. Einer besonderen Erwähnung nicht unwerth sind die Warzen auf der Hutoberfläche von Fistulina hepatica. Dieselben stellen cylindrische Büschel fadenförmiger Haare dar, deren etwas erweiterte Enden trichterartig auseinandertreten. Sie sind den Jugendzuständen der fruchttragenden, die Unterseite des Hutes bedeckenden Röhrchen zum Verwechseln ähnlich, und daher schon seit lange (vgl. Fries, S. M. I, 396) als Rudimente der Tubuli bezeichnet worden.

Es liegt in der Natur des Gegenstandes, dass da, wo ein dichter Haarfilz die Oberfläche des Fruchtträgers bekleidet, wie z. B. bei Polyporus hirsutus, Thelephora purpurea, Panus stypticus, Zweifel und Meinungsverschiedenheiten darüber bestehen können, ob solcher Filz als Rindenschichte oder als blosser Appendix einer solchen zu betrachten sei. Die Vergleichung verwandter Arten (Polyporus zonatus, versicolor, Thelephora hirsuta u. s. w.) wird hier jedoch meistens eine Entscheidung ermöglichen.

Derjenige Theil des Fruchtkörpers, welcher sich in oder unmittelbar auf dem Substrat befindet, bildet an seiner Oberfläche Haare oder Haarbüschel von besonderer Art, und selbst lange, verzweigte, wurzelartige, aus vielen bündelweise vereinigten Hyphen bestehende Stränge aus, welche man als Wurzelhaare, Wurzelfilz, Haftorgane, oder, in soferne sie leicht und häufig mit dem Mycelium, aus dem der Fruchtträger seinen Ursprung nimmt, verwechselt werden, als secundäres Mycelium bezeichnen kann. Von solchen Organen finden sich schon bei manchen einfach-fadenförmigen Fruchtträgern, z. B. Rhizopus nigricans, Andeutungen; auch die myceliumähnlichen Appendices mancher Erysiphen, z. B. Sphaerotheca Lév., dürften hier anzuführen sein. Bei den zusammengesetzten Fruchtkörpern, sowohl den gymnocarpen als auch den unten zu besprechenden, sind Wurzelhaare allgemein verbreitet, Beispiele für ihr massenhaftes Auftreten liefert die Basis des Fruchtträgers fast aller Hymenomyceten. Nur bei wenigen Pilzen kommen sie an den bis jetzt bekannten Entwickelungszuständen gar nicht vor; so bei Tuber. Die in Rede stehenden Organe zeichnen sich von den Haaren und Haarbüscheln der freien Oberfläche dadurch aus, dass sie sich dem Substrat fest anschmiegen oder in dasselbe ein-

dringen, und sich daselbst ausbreiten und verästeln wie Myceliumfäden. Sie befestigen daher den Fruchtträger auf seiner Unterlage und führen ihm ohne Zweifel erhebliche Mengen flüssiger Nahrung zu. Sie gleichen in den meisten Beziehungen dem Mycelium, aus welchem die Fruchtträger entstehen, und die Fadenmassen und Stränge an der Basis der letzteren, welche gewöhnlich mit dem Namen Mycelium bezeichnet werden, bestehen jedenfalls oft zum grössten Theile aus Wurzelhaaren oder Büscheln derselben. Der einzige durchgreifende Unterschied zwischen diesen Organen und dem ursprünglichen Mycelium, welcher zur Zeit angegeben werden kann, beruht in der Entstehung beider: letzteres entwickelt sich direct aus den Sporen, jene sprossen erst aus der Oberfläche des Fruchtträgers hervor, allerdings oft schon in einem sehr frühen Entwickelungsstadium desselben. Am deutlichsten tritt dieser Unterschied da hervor, wo das primäre Mycelium zuerst Sclerotien entwickelt, und die Fruchtträger später von diesen erzeugt werden, wie bei Claviceps, Peziza Sclerotiorum, Clavaria complanata u. a. Auch bei nicht sclerotienbildenden Pilzen, z. B. Peziza confluens, den Agaricinen, ist derselbe leicht wahrzunehmen. Die jüngsten Entwickelungsstadien der Fruchtträger sind jedoch noch für zu wenige Fälle bekannt, um eine allgemein gültige Entscheidung darüber zu gestatten, was von dem gewöhnlich sogenannten Mycelium an der Basis der Fruchtkörper ursprüngliches, was secundäres Mycelium sei, und ob die Elemente beider immer in Form und Structur von einander verschieden sind. Bei den genannten sclerotiumbildenden Pilzen, welche bis jetzt allein ein sicheres Urtheil gestatten, ist das letztere allerdings immer der Fall. Aus den nämlichen Gründen muss es zur Zeit unentschieden bleiben, ob das secundäre Mycelium gleichsam stolonenartig neue Fruchtträger zu erzeugen vermag. Bei den sclerotiumbildenden Arten, selbst solchen, die wie Peziza Sclerotiorum in keinem Lebensstadium eigentliche Schmarotzer sind, ist dieses entschieden nicht der Fall. Bei den anderen mag es sich anders verhalten, entscheidende Thatsachen liegen aber zur Zeit nicht vor.

Was die Structur des hymeniumtragenden Theiles der Fruchtkörper betrifft, für welchen in manchen Fällen der besondere Name Hymenophorum gebraucht wird, so besteht das Hymenium selbst, wie im 4ten Capitel beschrieben wird, aus Zellen, welche auf der Hymenialfläche senkrecht stehen und die Endglieder reich verästelter Hyphen sind. Letztere zweigen sich von denen des Markes ab und wenden sich, denen der Corticalschichte ähnlich, entweder plötzlich oder in einem gegen den freien Rand des Fruchtkörpers convexen Bogen zur Oberfläche. In Beziehung auf ihre Structur, Verflechtung und Richtung gilt für den Anfang ihres Weges das oben über den Bau der Fruchtkörper überhaupt Gesagte. Je näher dem Hymenium, um so zahlreicher, zarter und dichter werden ihre Verzweigungen. Diese sind unmittelbar unter jenem überaus reich verzweigt, protoplasmareicher als das übrige Gewebe des Fruchtträgers und eng miteinander verflochten und verbunden. Bei einfacheren Gattungen, z. B. Hypochnus, lassen sie sich noch auf grössere Strecken von einander sondern; meistens bilden sie aber ein sehr schwer zu entwirrendes zartzelliges Geflecht: die im 4ten Capitel nochmals zu erwähnende subhymeniale Schichte oder das subhymeniale Gewebe.

Wo die Hymenialfläche mit bestimmt geformten Vorsprüngen versehen ist,

wie bei den meisten allbekannten Hymenomycetengenera, da werden die Vorsprünge sowohl wie die Zwischenräume zwischen ihnen von dem Hymenium und subhymenialen Gewebe gleichförmig überzogen. Nur der äusserste freie Rand der Vorsprünge, also die Schneide der Lamellen, die Mündung der Pori, die Spitze der Stacheln, ist häufig ohne Hymeniumüberzug. Der innere Theil der Vorsprünge, welcher die subhymeniale Schichte trägt, wird der Einschlag, Trama genannt (auch Dissepiment, intralamelläres Gewebe). Die Trama hat in der weitaus grössten Mehrzahl der Fälle eine deutlich fädige Structur. Sie besteht aus einer Hyphenmasse von der Form des Vorsprungs, deren Fäden längs der ganzen Insertionslinie des Vorsprungs als Zweige von denen der Marksubstanz entspringen, bogig oder gerade in die Basis des Vorsprungs eintreten und von da der Oberfläche des letzteren parallel gegen den freien Rand zu verlaufen. Die Trama zeigt daher meistens eine deutliche, von der Insertionslinie nach dem freien Rande laufende Faserung (z. B. viele Agarici, vgl. Fig. 22, Lenzites, Polypori plur. spec., Trametes Pini, Hydnum zonatum, cirrhatum, gelatinosum, Boletus edulis). Je nach der Species nehmen die einzelnen Hyphen der Trama einen mehr geraden oder wellenförmigen und verschlungenen Verlauf. Seltener besteht die Trama aus einem ganz wirren Hyphengeflechte ohne bestimmt gerichtete Faserung (z. B. Morchella, Polyporus hirsutus). Die Structur, Consistenz, Farbe u. s. w. der Tramaelemente ist denen des übrigen Fruchtträgers entweder gleich oder davon verschieden, wie ein Blick auf die Gattungscharactere der Hymenomyceten zur Genüge zeigt. Subhymeniales Gewebe und Hymenium entspringen von der Trama in der oben angegebenen Weise; die Elemente des Hymenium sind zu ihrer Oberfläche überall senkrecht gestellt.

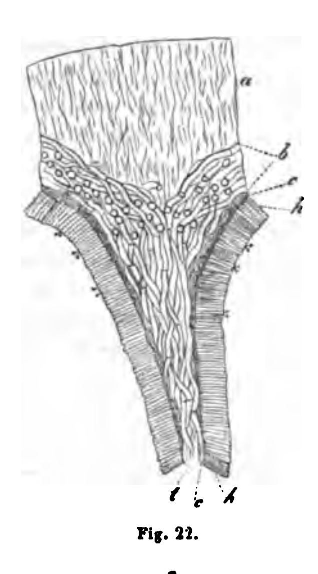


Fig. 22.

Von der oben besonders besprochenen Gruppe oder Gattung Lactarius zeigt, wenigstens bei L. subdulcis und chrysorrhoeus, die ich untersucht habe, die Trama der Lamellen gleichfalls den soeben beschriebenen Bau. Gegen die Hutunterfläche hin werden die grosszelligen Gewebegruppen plötzlich seltener und kleiner, die Unterfläche selbst (Hymenophorum) besteht aus zahlreichen Lagen von Hyphen, welche wellenförmig von der Mitte des Hutes gegen seinen Rand verlaufen, und von denen sich die Hyphen der Trama abzweigen. Das subhymeniale Gewebe setzt sich aus kleinen, isodiametrischen Zellen zusammen, deren Anordnung jedoch deutlich erkennen lässt, dass sie zarten, verflochtenen, kurzzelligen Hyphen als Glieder angehören. Die Milchsaftröhren treten sowohl in das Hymenophorum als in die Trama ein, in jenem verlaufen sie meistens dem

Fig. 22. Agaricus vulgaris. Tangentialer Durchschnitt durch einen eben erwachsenen Hut, 70fach vergr., halbschematisch. *a* obere Hutsubstanz, aus weichem Gallertgewebe bestehend. *b* untere derbfädige Hutsubstanz. *c* subhymeniale Schicht. *h* Hymenium. *t* Trama der Lamelle.

Hauptfaserzuge parallel, in der Trama sind sie nach allen Seiten hin reichlich verbreitet und ausgezweigt. Die grösstentheils parenchymatische Structur der Trama, welche Hoffmann für L. mitissimus beschreibt, konnte ich bei obigen Arten nicht finden.

Russula hat eine aus rundzelligem, allenthalben von vereinzelten, ästigen, dünnen Hyphen durchflochtenem Pseudoparenchym bestehende Trama, welche in das gleichnamige Gewebe der Hutsubstanz ganz allmählich übergeht und deren Entwickelung noch zu untersuchen ist.

Die Entwickelungs- und Wachsthumsgeschichte der gymnocarpen Fruchtkörper ist, zumal was ihre ersten Stadien betrifft, bis jetzt nur für wenige Fälle genau bekannt, weil die ersten Anfänge der Fruchtträger durch ihre Kleinheit und die Zartheit ihrer Formelemente für die Beobachtung schwer zugänglich sind, und die Aufmerksamkeit der Mycetologen bisher anderen Fragen vorzugsweise zugewendet war.

Besonders einfach und eigenthümlich ist wie der Bau so auch die Entwickelung des Fruchtkörpers von Exoascus Pruni, einem auf grünen, lebenden Theilen der Prunusarten, zumal ihren taschenartig entarteten Fruchtknoten schmarotzenden Discomyceten. Das aus schmal cylindrischen Hyphen bestehende Mycelium dieses Pilzes steigt in dem Weichbaste des Gefässbündel seines Wirthes empor, tritt von da aus in die Intercellularräume des Parenchyms und entsendet zuletzt allenthalben zahlreiche Zweige, welche sich zwischen den Seitenwänden der Epidermiszellen hindurchdrängen, um sich, an die Aussenwände letzterer gelangt, zwischen diesen und der Cuticula in einer Fläche auszubreiten und zu verästeln. Die Zweige benachbarter Hyphen schieben sich zwischen und gegen einander, so dass die Oberfläche der Epidermis von einem immer reich- und engmaschiger werdenden, einschichtigen Hyphennetze übersponnen wird. In den anfangs langcylindrischen Zellen des letzteren finden nun Quertheilungen statt, bis alle Zellen ungefähr so lang als breit sind, zuletzt dehnen sich alle Zellen bis zur innigen Berührung mit ihren Nachbarinnen aus und nehmen dabei rundliche, durch gegenseitigen Druck abgeplattete Form an. Jede Zelle dieses einschichtigen Fruchtlagers streckt sich endlich, die Cuticula durchbrechend, senkrecht zur Oberfläche des befallenen Pflanzentheils und erhält damit die Gestalt eines aus cylindrischer Basis keulenförmigen Schlauches, der sich bald durch eine Querwand theilt in eine grosse, obere, keulenförmige Sporenmutterzelle (Ascus) und eine kleine, untere, kurzcylindrische Zelle, welche jene als Stielzelle trägt. Der Fruchtträger besteht daher aus einer einfachen Schicht cylindrischer Zellen, auf deren jeder eine Fortpflanzungszelle aufsitzt.

Die unscheinbaren Fruchtlager der Uredineen und wahrscheinlich vieler anderer endophytischer Parasiten kommen, soweit bisher ermittelt werden konnte, gleichfalls dadurch zu Stande, dass zahlreiche Myceliumfäden von verschiedenen Seiten her zusammentreten und sich zu einem vielschichtigen Lager unordentlich verflechten.

Die stielförmigen Fruchtkörper der sclerotienbildenden Clavarien und Typhulae, speciell z. B. von Typh. variabilis Riess, treten aus dem Sclerotium hervor in Form eines Bündels fest vereinigter, paralleler, mit den Enden kuppelförmig zusammenneigender Hyphen. Der Körper wächst nun in die Länge.

Die in der kuppelförmigen Spitze vereinigten Hyphenenden bleiben hierbei fortwährend sehr zart, protoplasmareich, verhältnissmässig kurzzellig. Mit der Entfernung von der Spitze des wachsenden Fruchtträgers nehmen die Glieder der Hyphen eine Strecke weit stetig an Länge, Weite und Derbheit, der ganze Körper an Dicke und Festigkeit zu; an seinem Grunde findet keine Zunahme mehr statt. Aus diesen Daten geht hervor, dass das Längenwachsthum des Fruchtträgers, soweit es auf Neubildung von Zellen beruht, in und dicht unter der Spitze eingeleitet wird durch das Spitzenwachsthum der zum Fruchtkörper vereinigten Hyphen. Jene ist daher als Vegetationspunkt zu bezeichnen. Die im Vegetationspunkt erzeugten Zellen strecken sich dann, in der Reihenfolge wie sie entstanden sind, rasch in die Länge und nehmen ihre definitive Structur an. Mit dem Beginn der Streckung treten an den oberflächlichen Hyphen des unteren sterilen Theiles die Anlagen zerstreuter einzelliger Haare als Zweige hervor, an dem oberen Theile das dichte Geflecht der Hymenialschichte. Zuletzt steht die Thätigkeit des Vegetationspunktes und das Wachsthum des ganzen Körpers stille. Im Innern der vom Vegetationspunkt entfernteren Theile findet wie es scheint keine, jedenfalls keine beträchtliche Neubildung von Zellen mehr statt, weder durch Theilung der vorhandenen Gliederzellen, noch durch Bildung neuer, zwischen die erst vorhandenen sich einschiebender Hyphenzweige.

Die Fruchtträger von Peziza Sclerotiorum haben in ihrer ersten Jugend schmal cylindrische, zugespitzte Form und endigen gleichfalls in einen Vegetationspunkt. Dieser ist kegelförmig und besteht aus sehr dünnen, zartwandigen, dicht gedrängten, protoplasmareichen Hyphenenden, welche sich nach abwärts in die Fäden der Marksubstanz unmittelbar fortsetzen. Schon dicht unter der äussersten Spitze gehen von diesen Hyphen zahlreiche kurze Zweige in einem Bogen schräg nach oben und aussen. Sie endigen alle in einer Ebene auf der Oberfläche des Körpers und sind die Anlagen der Corticalschichte. Alle Zellen nehmen mit der Entfernung vom Vegetationspunkte eine Strecke weit stetig an Länge und Dicke zu, von einem bestimmten Punkte an nicht mehr; das Wachsthum des Fruchtkörpers geschieht auch hier ausschliesslich oder ganz vorzugsweise durch Anlegung neuer Elemente im Vegetationspunkt und nachherige, von unten nach oben fortschreitende Vergrösserung und Ausbildung derselben.

In einem etwas späteren Entwickelungsstadium findet man auf Längsschnitten durch die Spitze des Fruchtträgers einen kurzen und engen, oben offenen Längscanal mitten in dem Fadenbündel, welches den ursprünglichen Vegetationspunkt gebildet hatte. Es sieht aus als seien die Elemente des letzteren an bezeichneter Stelle auseinander gewichen, doch bleibt es zweifelhaft, ob der Canal wirklich auf diese Art entsteht, oder dadurch, dass die Verlängerung der Hyphen in der Mitte des Vegetationspunktes aufhört, in dem Umfange desselben aber fortdauert. Wie dem auch sei, das Spitzenwachsthum dauert jetzt allein in denjenigen Fadenenden fort, welche, etwas nach innen gekrümmt, rings um den Rand der engen Canalmündung liegen, der Körper vergrössert sich in Folge der Zellbildung in diesem Vegetationsrande. Dicht unter dem letzteren entstehen auf der Aussenseite des Körpers die Anfänge der Corticalschichte in der oben beschriebenen Weise; auf der Wand des Längscanals treten, in centrifugaler Folge, die Anlagen des Hymeniums auf.

Die Entstehung des Canals beginnt schon in solchen Fruchtträgern, deren Ende von aussen noch dieselbe feine Zuspitzung zeigt, wie in dem ersten Entwickelungsstadium. Ihr Anfang ist nur mit dem Mikroskop sichtbar. Durch die Entwickelung der Hymeniumbestandtheile und die Ausdehnung des Gewebes, welches seine Wand bildet, wird der Canal allmählich erweitert, die Hyphenenden, welche den Rand seiner Mündung bilden, bleiben jedoch nach innen gekrümmt, die Mündung selbst daher sehr eng, das obere Ende des Fruchtträgers schwillt somit zu stumpf-keulenförmiger Gestalt an. Indem nun das Spitzenwachsthum der Hyphen rings um den Rand und die ihm auf dem Fusse folgende Anlegung von Corticalelementen einerseits, von Hymeniumbestandtheilen andererseits eine Zeit lang fortdauert, und in gleicher Folge eine Dehnung der Zellen und besonders eine starke Flächenvergrösserung der Hymenialschichte eintritt, erhält das obere Ende des Fruchtkörpers schliesslich die Gestalt des für die Species characteristischen, trichterförmigen, zuletzt oft seine Ränder nach aussen umkrämpenden Bechers.

Bei anderen gestielten Peziza-Arten, z. B. P. nivea, habe ich die erste Anlegung des Bechers nicht beobachtet, dagegen ist es leicht zu bemerken und auch mehrfach schon dargestellt worden, wie sie durch Neubildung in ihrem Anfangs eingerollten Rande eine Zeit lang wachsen und zuletzt durch eine in centrifugaler Richtung fortschreitende Dehnung ihrer Gewebelemente ihre definitive Form annehmen.

Ein sehr geeignetes und ferneren Beobachtern zu empfehlendes Object, um Entwickelung und Wachsthum zu beobachten, sind die Fruchtträger von Thelephora hirsuta (Fig. 23) und vielen anderen ähnlich gestalteten Hymenomyceten. Die lederartigen Fruchtkörper genannter Species, welche als halbirte, stiellose, seitlich angewachsene Hüte bezeichnet werden, stellen bekanntlich in der Regel unregelmässig rundliche, flache Scheiben dar, deren grösserer Theil von dem Substrate rechtwinkelig absteht, während der andere, oft sehr kleine Theil letzterem fest angewachsen ist; und zwar hat der abstehende Theil gewöhnlich horizontale Richtung, seine obere Fläche ist mit einem dichten Haarüberzug, seine untere mit dem Hymenium bedeckt. Von anderen, öfters vorkommenden unregelmässigeren Formen kann hier füglich abgesehen werden.

Die Fruchtträger treten zuerst auf in Form halbkugeliger, 1—2 Millim. grosser, grauweisser Fadenbüschel. Sie entspringen von derben Myceliumfäden, welche in Masse das todte Holz durchsetzen, das von dem Pilze bewohnt wird. Die Büschel werden von zahllosen Hyphen gebildet, welche ziemlich regelmässig wie Kugelradien von einem Centrum ausstrahlen. In letzterem sind sie dicht mit einander verflochten, gegen die Oberfläche hin durch immer weiter werdende Zwischenräume getrennt, die Oberfläche selbst daher mit abstehenden Haaren bedeckt. Letztere erscheinen unter dem Mikroskop farblos oder gleichförmig bräunlich, die Hyphen des centralen Geflechtes durch Körnchen rothgelbem Pigments gefärbt. Mit der weiteren Entwickelung nimmt die in Beziehung auf das vertical gedachte Substrat) untere Hälfte des halbkugeligen Körpers rothgelbe Farbe und eine glattere, sammetartig aussehende Oberfläche an. Dünne, der Faserung folgende Radialschnitte zeigen, dass, soweit die letzterwähnte Beschaffenheit reicht, zahlreiche, meist rothgelbe Pigmentkörnchen enthaltende Hyphen von dem centralen Geflechte strahlig gegen die Ober-

fläche gewachsen sind, sich in grosser Menge allenthalben zwischen die ursprünglich vorhandenen Haare eingeschoben und diese zwischen sich eingeschlossen haben. Die obere Hälfte des halbkugeligen Körpers behält ihre ursprüngliche Beschaffenheit bei. Nun beginnt ein lebhaftes Längen- und Spitzenwachsthum derjenigen Hyphen, welche in den Rand der rothgelben unteren Fläche der Hutanlage verlaufen, während die in der Mitte letzterer endigenden sich nicht oder nur wenig verlängern. Die Unterfläche wird daher concav und der horizontale Theil des Hutes hebt sich von dem Substrat ab. An dem Rande dieses Theiles schreitet nun das Spitzenwachsthum der Fäden weiter fort. Durchschnitte zeigen, dass derselbe aus einer mächtigen und dichten Lage leicht gegen die Unterfläche geneigter, stumpfer, ziemlich dicker, meist rothgelbe Pigmentkörner enthaltender Fadenenden besteht. Gegen die Ursprungsstelle des Hutes hin setzen sich diese continuirlich in die fertigen Hyphen der Hutsubstanz fort, welche von ihnen durch vollkommen wasserhellen Inhalt, nicht durch grössere Dicke verschieden sind, und der Hutoberfläche parallel strahlig verlaufen. Dicht hinter dem fortwachsenden Rande beginnt die Differenzirung der Hutsubstanz in eine untere, farblose Markschicht und eine obere, dünne, durch hellbraun gefärbte Zellmembranen ausgezeichnete Rindenschicht. Und dem Rande noch näher fängt auf der oberen Fläche die Entwickelung zahlreicher Haare, auf der unteren die des Hymeniums an. Erstere sind abstehende oder zurückgekrümmte, einfache und derbe Hyphenzweige. Die äussersten derselben überragen und bedecken meistens den wachsenden Rand. Gegen die Hymenialfläche hin wenden sich dicht hinter dem Rande zahlreiche Zweige in schrägem, leicht bogigem Verlauf. Je weiter nach der Basis des Hutes hin, desto zahlreichere Hymenialelemente schieben sich zwischen die erstvorhandenen ein und desto mehr nehmen alle die zur Oberfläche senkrechte Stellung der ausgebildeten Hymeniumbestandtheile an. Der dem Substrat anliegende Theil des Hutes zeigt wesentlich die gleichen Wachsthumserscheinungen, wie der abstehende; nur dringen die Haare seiner Aussenfläche als W u r z e l h a a r e in das Substrat ein. Wie die von Schmitz ausgeführten Messungen und die mikroskopische Untersuchung zeigen, findet die Vergrösserung des Hutes nur zunächst dem Rande statt.

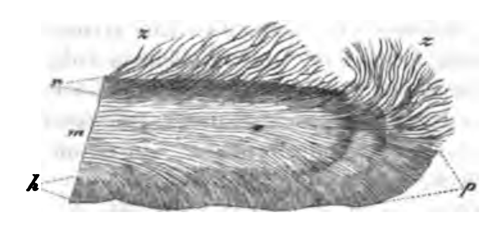


Fig. 23.

Die central-gestielten, schirmförmigen Hüte der gymnocarpen Agarici (vgl. Fig. 24) stellen in der frühesten Jugend dem Mycelium aufsitzende cylindrische, ovale, selbst kugelige Körperchen dar, deren oberes Ende etwas zugespitzt ist und welche durchweg aus ungemein zarten, festverbundenen, longitudinal verlaufenden Hyphen bestehen. Schon sehr früh — bei den von mir unter-

Fig. 23. Thelephora hirsuta. Senkrechter, radialer Durchschnitt durch den Rand eines frischen Hutes, schwach vergr., halb schematisch den Hyphenverlauf zeigend. *p* fortwachsender Rand, hinter demselben 2 Zonen. *h* Hymenialschicht, *m* Medullar-, *r* Rindenschicht, *z* Haarüberzug.

suchten Formen zur Zeit wo der ganze Körper erst $^1/_2$ — 2 Millim. lang ist — wachsen die das obere Ende bildenden Spitzen der Hyphen strahlig divergirend und gleichzeitig sich reich verzweigend auseinander. Es entsteht hierdurch ein halbkugeliges, von dem unteren Theile durch eine flache Ringfurche abgesetztes Köpfchen, die Anlage des Hutes (Fig. 24, *a*). In den Hyphenenden, welche den Rand derselben bilden, beginnt nun ein lebhaftes Spitzenwachsthum: sie verlängern sich fort und fort, wobei sich, in allen mir bekannten Fällen, der Hutrand mehr oder minder nach innen rollt. Die Enden behalten dabei die ursprüngliche Dicke und bleiben so dicht verflochten wie zu Anfang, sie müssen daher in der Richtung der Hutoberfläche fortwährend neue Verzweigungen zwischen die erstvorhandenen einschieben. Die gegen den Scheitel des Hutes verlaufenden Fäden hören früh auf sich zu verlängern. Sie wachsen zu dem Gewebe der Hutmitte heran, während von den in den Rand verlaufenden, in dem Maasse als letzterer sich vorschiebt, zahlreiche Zweige gerade oder bogig nach oben und aussen entsendet werden, die gleichfalls bald aufhören sich zu verlängern und sich zu dem Gewebe der Hutsubstanz ausbilden (Fig. 24, *b*). Gleichzeitig mit diesen, und gleichfalls in centrifugaler Folge, wachsen von der unteren Fläche der in den Rand verlaufenden Schichte dicht gedrängte Zweige aus bogiger Basis senkrecht gegen die Hutunterfläche: die Anfänge des hymeniumtragenden Gewebes und des Hymeniums selbst. Sie sind zuerst gleichlang. die Hymenialfläche ist, wie Hoffmann richtig gegen eine frühere irrige Angabe von mir hervorhebt, zuerst, wenn auch nur kurze Zeit, glatt. In mit einander abwechselnden radialen Streifen findet die Verlängerung der senkrecht nach unten wachsenden Hymenialhyphen in verschiedenem Grade statt. In den einen dauert sie länger an, sie treten über die glatte Fläche hervor, als Lamellentrama, auf welcher sich die Hymeniumelemente von der Basis gegen den freien Rand (Schneide) fortschreitend, in der oben bezeichneten Stellung erheben. In den Interstitien zwischen den Lamellen hören die Hyphenenden früher auf sich zu verlängern und werden direct zu den Elementen des Hymeniums.

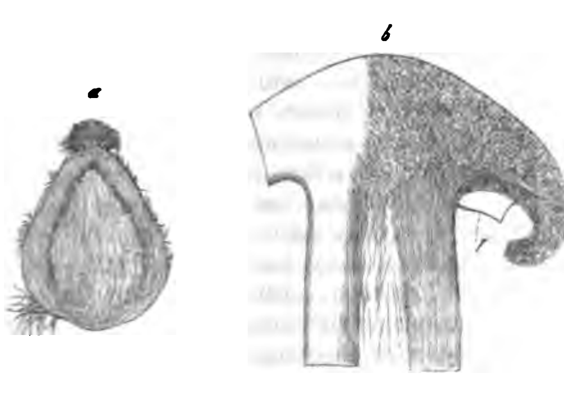


Fig. 24.

Während dieses Wachsthums durch terminale und marginale Neubildung vergrössern sich die von dem Vegetationspunkte oder Vegetationsrande entfernten

Fig. 24. Agaricus (Collybia) dryophilus Bull. Radiale Längsschn., schwach vergr., der Fadenverlauf angedeutet.

a Ganz junges, $1^1/_2$ Mm. hohes Exemplar, vollständig. Erster Anfang der Hutanlage.

b Aelteres Exemplar, Hut 2,5 Mm. breit. *l* Stück einer Lamelle.

dieses daher auf Durchschnitten von dunklen Linien in ebensoviele Zonen abgetheilt, als der Pilz Stillstands- und Wachsthumsperioden durchgemacht hat (s. z. B. Fig. 23). Ferner nimmt das Gewebe der unfruchtbaren Oberfläche am Anfang einer jeden Wachsthumsperiode häufig eine andere Farbe an, als am Ende, und erhebt sich zugleich oft zu Anfang der Wachsthumsperiode plötzlich in Form eines um den ganzen Hutrand gehenden Wulstes, der sich mit dem fortschreitenden Wachsthum wiederum gegen den Rand hin abflacht. Die Perioden des Stillstandes und Wachsens sind daher auch auf der sterilen Oberfläche des Pilzes durch concentrische, dem Hutrande gleichlaufende Zonen bezeichnet, welche den inneren meist genau entsprechen, in anderen Fällen jedoch minder deutlich als diese hervortreten. Es ist kaum nöthig, für solche Pilei zonati Beispiele anzuführen, da sie vielen der gemeinsten und bekanntesten Pilze, wie Thelephora hirsuta, Polyporus zonatus, igniarius, fomentarius, Lenzites und ihren Verwandten eigen sind. Die Hymenialseite der meisten dieser Pilze nimmt nur mit der Vorschiebung des Randes fort und fort an Umfang zu, ohne dass damit ein Dickewachsthum nach der Seite des Hymeniums hin verbunden wäre.

Bei einer Anzahl Polyporus-Arten, besonders den Fomentariis Fries (z. B. P. fomentarius, igniarius, Ribis), findet dagegen in jeder Wachsthumsperiode auch eine Verlängerung, der röhrenförmigen Hymenialvorsprünge gegen die freie Hymeniumoberfläche hin statt. Durchschnitte durch ältere Exemplare zeigen die Substanz der Röhrchen daher auf ähnliche Art, wie das innere Hutgewebe in Zonen oder Schichten getheilt, jede dieser entspricht einer Zone der Hutsubstanz und bildet die Fortsetzung derselben, in die äusserste Randzone des Hutes setzt sich die jüngste Hymenialschicht fort, und so weiter. Bei Corticium quercinum Fr. wächst die glatte Hymenialseite (auf noch nicht genau ermittelte Art) schichtenweise in die Dicke, über dem ersten fruchtbaren Hymenium bildet sich ein neues und so mehrmals hintereinander. Ob auch bei anderen Gattungen ähnliche Erscheinungen vorkommen, ist noch genauer zu untersuchen.

Persoon (Essb. Schwämme p. 17) und Fries (Epicris. p. 463) halten die Schichten der erwähnten Polypori für Jahresschichten. So sehr auch die Vergleichung derselben mit den Jahresringen der Dicotyledonen in gewisser Beziehung zutrifft, so ist doch noch nicht bestimmt nachgewiesen, dass bei genannten Pilzen alljährlich nur eine neue Schicht gebildet wird. Bei den meisten anderen bezonten Schwämmen können dagegen im Laufe eines Jahres unzweifelhaft viele Zonen gebildet werden. Schmitz hat dies für Thelephora hirsuta ausführlich nachgewiesen und eine Menge vielzoniger Hymenomycetenhüte hat nur einjährige Dauer.

2. Fruchtträger der beschleierten Hymenomyceten.

Von der Gruppe der Agaricinen besitzt jedenfalls eine grosse Anzahl gymnocarpe Fruchtträger. Allerdings kennt man erst von zu wenigen die Entwickelungsgeschichte genau genug, um bestimmt sagen zu können, welches die Gesammtheit der gymnocarpen und welches die anderen seien. Doch kann einstweilen wohl mit Bestimmtheit angegeben werden, dass zu jenen z. B. die Abtheilungen gehören, welche Fries unterscheidet mit den Namen Clitocybe, Mycena, Omphalia, Pleurotus, Paxillus, Gomphidius, Lactarius, Russula, Can—

tharellus, Nyctalis, Marasmius, Lentinus, Panus, Schizophyllum, Lenzites. Von der Section Collybia gehört ein Theil, wie A. dryophilus, tuberosus, cirrhatus ebenfalls hierher, während nach Hoffmann's Angabe, die ich in Ermangelung genauer eigener Untersuchungen nicht anzweifeln will, andere, wie velutipes und fusipes, nicht rein gymnocarp sind.

Eine andere, gleichfalls beträchtliche Anzahl Agaricinen wird als Agarici velati, Beschleierte, von den gymnocarpen unterschieden. Die Gruppen Amanita, Lepiota, Armillaria, Volvaria, Pholiota, Hypholoma, Psalliota, denen sich bestimmt Coprinus anschliesst, gehören sicher hierher. Für die übrigen, bisher nicht genannten Abtheilungen (z. B. Tricholoma, Cortinarius, Hygrophorus, Bolbitius u. a. m.) müssen fernere entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen erst zeigen, in wie weit sie den beschleierten oder den gymnocarpen zuzurechnen sind.

Der Fruchtträger der Agarici velati hat zur Zeit seiner Reife im Wesentlichen die gleiche Gestalt und Gliederung, wie bei den gymnocarpen. In der Jugend aber ist entweder der ganze Körper oder die Hymenialfläche allein von einer geschlossenen Hülle umgeben, welche erst gegen die Reifezeit hin durchbrochen wird und auch an dem völlig entfalteten Fruchtträger bestimmte Spuren hinterlässt. Eine solche Hülle, die man nach Persoon Involucrum, nach Fries allgemein Velum, Schleier nennt, kommt in zweierlei Formen vor. Erstlich als ein den ganzen Träger, insbesondere auch den Scheitel des Hutes umziehender Sack, welcher anfangs geschlossen ist, bei der Entfaltung des Hutes aber durchrissen wird, wie z. B. beim Fliegenschwamme: dies die Volva, oder das Velum universale nach Fries. Zweitens in Form eines meist häutigen Ueberzuges, welcher einerseits in den Hutrand, andererseits in die Oberfläche des Stieles übergeht, also nur die Hymenialfläche einschliesst, den Scheitel des Hutes aber frei lässt: Velum partiale Fr. Mit der Entfaltung des Hutes wird dieses Velum partiale gleichfalls zerrissen, entweder in unregelmässige und oft sehr vergängliche Fetzen, die dem Hutrande anhängen und dann Schleier, velum im engern Sinne (Persoon), oder Cortina, Vorhang heissen; oder es löst sich längs des Hutrandes los und bleibt dem Stiele in Form eines häutigen Ringes, annulus, aufsitzen. Je nachdem das Velum partiale in der Jugend von der Insertionsstelle des Hutes über die Hymenialfläche, oder von dem Hutrande abwärts zum Stiele verlief, hat der Ring entweder die Form eines nach unten verbreiterten, am Stiele herabhängenden Trichters: annulus superus, armillla, Manchette (Agar. muscarius), oder eines nach unten dem Stiel anliegenden und nach oben erweiterten: annulus inferus (Agar. Lepiota granulosus u. s. w.). Die Volva und das Velum partiale können entweder an demselben Hute zusammen vorhanden sein (Amanita muscaria); oder die eine (Amanita vaginata) oder die andere (Agaricus campestris) für sich allein.

Was das Velum eigentlich ist, in welcher Weise es und die übrigen Theile in ihm entstehen, darüber sagen die älteren Autoren nicht viel mehr, als die soeben gegebene kurze Skizze. Nach Fr. Nees von Esenbeck ist die Volva von Agaricus volvaceus zuerst ein leeres, geschlossenes Säckchen, in welches Stiel und Hut vom Grunde aus hineinwachsen. Bonorden definirt das Velum universale als das zu einer besonderen Hülle verwebte Mycelium, das partielle als

eine in den Hutrand übergehende Fortsetzung der äussersten Zellreihen des Stieles.

Soweit ich mir nach eigenen Untersuchungen ein Urtheil erlauben kann, verhält es sich zunächst mit dem Velum partiale folgendermassen (Fig. 25, 26).

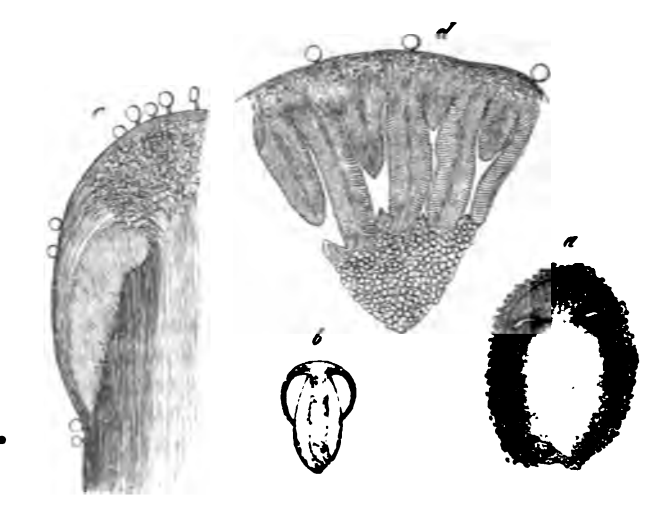


Fig. 25.

Der Fruchtträger mancher Agaricinen (Agaricus campestris, praecox P., Coprinus micaceus und Verwandte) ist in der ersten Jugend ein aus zarten Hyphen dicht und gleichförmig zusammengeflochtener Körper. Schon sehr früh werden durch Differenzirung des ursprünglich gleichartigen Geflechtes die Haupttheile des Fruchtträgers abgegrenzt und angelegt. Im Innern des oberen Theiles des Körpers entsteht durch Auseinanderweichen der Gewebselemente eine schmale und enge luftführende Lücke von der Gestalt eines horizontalen Ringes (25, 26, *a*). Was über dieser liegt wird zu dem Hute, das von ihr umringte und unter ihr befindliche Gewebe zum Stiele. Das Gewebe an ihrer Aussenseite entspricht dem Hutrande, seine Hyphen setzen sich aber ohne Unterbrechung oder Veränderung in die der Stieloberfläche fort.

Auf der Hutunterfläche, also der oberen Wand der Lücke, treten gleichzeitig mit der Entstehung letzterer, vielleicht selbst schon vorher, die Anfänge des Hymeniums hervor, in Form dicht gedrängter, senkrecht gegen die genannte Fläche verlaufender, zarter und protoplasmareicher Hyphenäste. Die Anlegung aller dieser Theile geschieht bei Agar. praecox u. campestris in den 1—2,5 Mm. grossen, bei Copr. micaceus in kaum $^1/_2$ Mm. grossen Körpern. An dem nun folgenden Wachsthum des Körpers nehmen zunächst alle seine Glieder Antheil. Eine in centrifugaler oder basifugaler Richtung fortschreitende Anlagerung neuer Gewebselemente an die vorhandenen, wie sie für die gymnocarpen Fruchtträger

Fig. 25. Coprinus micaceus Fr. *a* 2 Mm. langes, junges Exemplar. Radialer Längsschn. Ringförmige Luftlücke unter der künftigen Hymenialfläche. (Schwach vergr.) *b* 3,5 Mm. langes Exemplar, radialer Längsschnitt, schwach vergr. *c* Dünner radialer Längsschnitt durch ein noch etwas jüngeres Exemplar als *b*; *d* Querschnitt durch die Mitte des Hutes desselben. *d* 90mal, *c* etwas weniger vergr.

beschrieben wurde, findet bei den hier in Rede stehenden nicht statt. Auf der Hymenialfläche werden allenthalben neue Hyphen zwischen die erstvorhandenen eingeschoben und die Lamellen gebildet auf wesentlich die gleiche Weise, wie bei den gymnocarpen Agaricis. In allen übrigen Organen beruht das Wachsthum von einem sehr frühen Stadium an jedenfalls zum grössten Theile auf Ausdehnung vorhandener Zellen; diese geschieht in allen Theilen gleichzeitig, im Stiele allerdings am Grunde beginnend und nach oben fortschreitend. Auch die dem Hutrande und Stiele gemeinsamen Hyphen nehmen an dem allgemeinen Wachsthum Theil, jener bleibt in seiner ursprünglichen Verbindung mit der Oberfläche des letzteren. Die über dem angewachsenen Hutrande liegenden Portionen von Stiel und Hut vergrössern sich, gleichen Schritt haltend, derart, dass die Hymenialfläche aus der ursprünglich horizontalen Stellung in eine nach aussen und unten geneigte, oder, bei Coprinus, selbst senkrechte, der cylindrischen Stieloberfläche parallele übergeht. Der Raum zwischen Stiel und Hutsubstanz wird meist fast vollständig von den Lamellen ausgefüllt, bei Coprinus micaceus und fimetarius wachsen diese sogar mit ihren Schneiden dem Stiele fest an. (Fig. 25, 26, *b*, *c*, *d*).

Früher oder später breitet sich nun der Hut, unter fortdauernder Dehnung seiner Zellen, zu der bekannten Schirmform aus. Bei Coprinus micaceus und Verwandten trennt sich dabei sein Rand glatt von der cylindrischen Stieloberfläche ab, ohne Ring oder Vorhang zu bilden. In anderen Fällen (Agaricus campestris, praecox) beginnt der Hutrand sehr frühe sich vom Stiele nach aus-

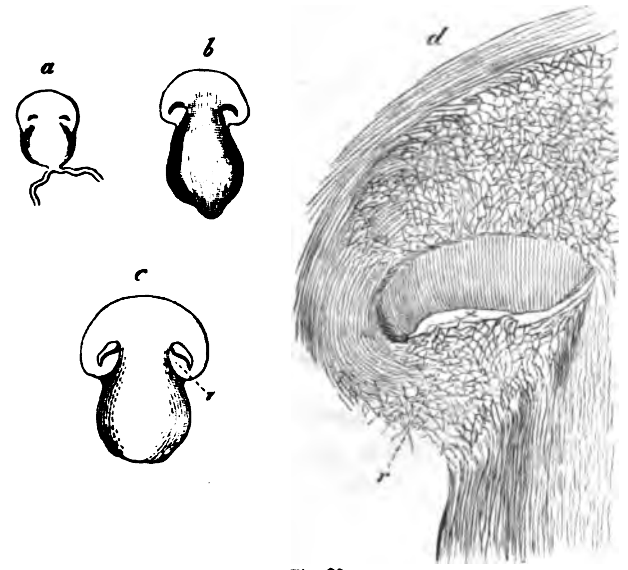


Fig. 26.

Fig. 26. Agaricus campestris L. *a*—*c* Drei Entwickelungsstadien des Hutes, radialer, senkrechter Längsschnitt, wenig über natürl. Grösse (*a* 6 Mm., *b* 16 Mm. lang). Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *d* Dünner Schnitt von *b*, vergrössert, den Verlauf der Hyphen anzeigend (nach stärkerer Vergr. halbschematisch). *r* Ring.

sen zu richten, löst sich aber von letzterem nicht los, sondern hebt die in ihn überlaufende oberflächliche Gewebeschicht ab und zieht sie mit sich; und zwar betrifft dieses nicht nur die unmittelbar an den Hutrand grenzende Zone letzterer, sondern auch ein ziemlich grosses über dem Hutrande, an den Lamellenschneiden liegendes Stück derselben. Die durch den Hutrand abgehobene Schichte wird allerdings theilweise vom Stiele losgezerrt und gelockert, keineswegs jedoch nur mechanisch gedehnt und gelöst; das Gewebe, aus welchem sie besteht, zeigt vielmehr eine Zeit lang lebhaftes, je nach den Species verschiedenes Wachsthum, und hält gleichen Schritt mit der Ausdehnung der übrigen Theile. Diese abgehobene Schichte ist das vom Hutrande zum Stiele ausgespannte Velum partiale, welches zuletzt zerreisst um seine Reste als Ring und Vorhang zurückzulassen. (Fig. 26.)

Ueber die Natur des Velum universale muss die Untersuchung von Amanita den besten Aufschluss geben, da das genannte Organ bei dieser Gattung am ausgebildetsten ist. Die Entwickelungsreihe, welche Woronin und ich von A. muscaria und A. rubescens (Fig. 27) erhalten konnten, beginnt mit einem Stadium, wo der Pilz einen etwa 10 Mm. langen, unregelmässig ovalen Körper darstellt, auf dessen oberem Ende oder Scheitel eine abgeflacht-halbkugelige, von einer seichten Furche umgebene Prominenz hervortritt. Auf dem frischen, radialen, senkrechten Längsschnitte erscheint die Hauptmasse des Körpers weiss gefärbt (27 *a*). In der halbkugeligen Hervorragung liegt, unter einer gleichfalls weissen oberflächlichen Schichte ein dünner, in reflectirtem Lichte wässeriggrauer, an dünnen Schnitten durchscheinender Meniscus. Von der Mitte dieses geht ein kurzer Streifen gleichen Ansehens senkrecht nach unten, sich allmählich verbreiternd und in das weisse Gewebe verlierend.

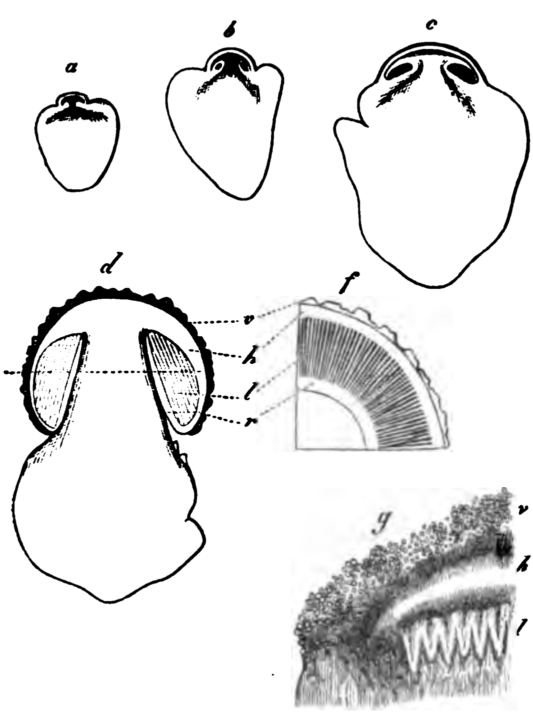


Fig. 27.

Fig. 27. Amanita rubescens Fr. *a—d* radiale Längsschnitte durch Fruchtträger verschiedenen Alters, kaum vergr. (*a* 9 Mm. lang u. s. f.) Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *d* kleines, fast fertiges Exemplar. *f* Querschnitt durch *d*, in der Richtung der punctirten Linie. *g* dünner tangentialer Längsschnitt durch die Hut- und Lamellenanlage von *b*, schwach vergr. Von der Volva ist nur die innere Portion erhalten. In allen Figuren bedeutet *v* Volva, *r* Ring, *h* Hutsubstanz, *l* Lamellen.

Der Meniskus ist die spätere Hutoberfläche, die weisse Schicht über ihm das Velum universale oder die Volva, der senkrechte axile Streif die Mitte des Stiels, die weisse Hauptmasse des Körpers die knollige Stielbasis (Bulbus).* Das Gewebe des grösseren, peripherischen Theiles des Bulbus und das der Volva besteht aus einem wirren Geflechte feiner Hyphen, welchem allenthalben zahlreiche grosse, blasige Zellen eingelagert sind; letztere sind leicht als einzelne oder gereihte Glieder- und Astzellen der dünnen Hyphen zu erkennen. In der Hutanlage und der ganzen an sie grenzenden Mitte des Bulbus fehlen die grossen Zellen, die genannten Theile bestehen lediglich aus einem dichten Geflechte sehr zarter, protoplasmareicher Hyphen, dessen Interstitien, soweit die weisse Färbung reicht, lufthaltig, in den grauen, resp. durchscheinenden Partieen luftfrei oder luftarm sind. Beide Gewebeformen gehen allenthalben ganz allmählich in einander über; auch zwischen der Volva und der Hutoberfläche verschwindet die scharfe Grenze mit Austreibung der Luft.

In etwas grösseren Körpern (27, *b*) erscheint die Anlage der Hymenialschichte oder der Lamellen in Form eines schmalen und niedrigen, blassgrauen Ringes, welcher horizontal unter der Hutoberfläche steht und von dieser durch eine Schichte weissen Gewebes (die Hutsubstanz) getrennt ist. Um den Rand der Hutanlage gehen die weissen Geweheportionen, Volva, Stiel, Hutsubstanz continuirlich in einander über. Senkrechte, zum Hutrande tangentiale Längsschnitte (27, *g*) zeigen, dass in der Hymenialzone die Lamellen vollständig angelegt sind, in Form messerförmiger, mit der Schneide nach unten sehender Gewebeplatten, aus welchen, mit Ausnahme eines schmalen, der Mitte der späteren Trama entsprechenden Streifens, die Luft verschwunden ist. Die Zwischenräume zwischen den Lamellen werden durch Gewebeplatten ausgefüllt, welche gleichfalls messerförmig, mit der Schneide nach oben gekehrt und etwas schmäler sind, als die Lamellen. Die Grenze zwischen letzteren und den interstitiellen Platten wird durch eine sehr dünne, lufthaltige Schichte bezeichnet. Die Schneide der Lamellen ist nicht abgegrenzt. Das Gewebe der ganzen Hymenialzone ist ein wirres Geflecht der erwähnten zarten, protoplasmareichen Hyphen; höchstens in der Region, welche der späteren Trama entspricht, kann man eine Andeutung eines senkrecht gegen die Schneide gehenden Verlaufes erkennen. Treibt man die Luft aus, so schwindet jede Grenze zwischen den Lamellen und ihrer Umgebung.

In noch späteren Stadien sind die Lamellen gleich allen übrigen Theilen grösser, leicht von einander trennbar, die Trama und die auf ihr senkrecht stehenden Hymeniumelemente deutlich und von einer im Wesentlichen gleichen Beschaffenheit, wie bei den gymnocarpen Agaricis. Die Schneide der Lamellen geht aber auch jetzt noch continuirlich in das an sie grenzende Stielgewebe über. Die interstitiellen Platten sind nicht mitgewachsen; an ihrer Stelle liegt zwischen den Lamellen theils ein vielfach durchbrochener, lockerer, feinfädiger Filz, der bald völlig verschwindet, theils dürften ihre Reste in den feinen leistenförmigen Hervorragungen zu suchen sein, welche sich von der Stieloberfläche aus zwischen die Lamellenschneiden einschieben und späterhin auf jener wie feine Fältelungen erscheinen. Ob zwischen den dem Stiele angewachsenen Lamellen in diesem Entwickelungsstadium noch neue, kleinere und den Stiel nicht erreichende entstehen, ist noch zu untersuchen.

Nach der beschriebenen Abgrenzung beginnt nun eine gewaltige Vergrösserung aller Theile (27, *c*, *d*, *f*); in der Hymenialfläche unter andauernder Neubildung von Formelementen wie bei den oben beschriebenen Agaricis, in allen übrigen Regionen jedenfalls unter beträchtlicher Ausdehnung der vorhandenen Zellen; in wieweit auch hier Neubildung stattfindet ist noch zu untersuchen. Indem der Stiel sich oberhalb des Hutrandes stark in die Länge streckt, und der Hut sich, hiermit Schritt haltend, in der Richtung seiner Oberfläche vergrössert, sein Rand aber dem Stiele angewachsen bleibt, werden die Lamellen aus ihrer anfangs horizontalen in eine fast senkrechte, der Oberfläche des conisch-cylindrischen Stiels parallele Stellung übergeführt; ihre Schneiden bleiben mit dem Stiele verwachsen. Während der Vergrösserung grenzt sich die oberflächliche, den Lamellen angewachsene Gewebeschicht des Stieles allmählich von dem übrigen ab, zu einer besonderen, ziemlich mächtigen Haut — velum partiale —, welche die Lamellenschneiden von der Insertionsstelle bis zum Rande des Hutes überzieht und in letzteren übergeht. Schliesslich steht zuerst das Wachsthum der Volva still, während Stiel und Hut sich zu vergrössern fortfahren und letzterer sich zu der bekannten Schirmform ausbreitet. Die Volva wird daher durchrissen, längs des Hutrandes ringsum, auf der Hutoberfläche zu den bekannten Stückchen zerklüftet, welche dem reifen Hute als Warzen aufsitzen. Mit der Aufspannung des Hutes wird das velum partiale zuerst vom Stiele abgehoben, bald lösen sich Lamellen und Hutrand von ihm los und lassen es als Annulus superus oder Armilla am Stiele hängen. Amanita vaginata verhält sich, wenigstens in den auf die Anlegung der Lamellen folgenden Stadien, den beiden besprochenen Arten gleich, mit dem Unterschiede, dass die Abtrennung einer Armilla vom Stiele unterbleibt, Lamellen und Hutrand sich ähnlich wie bei Coprinus loslösen, und dass die Volva am Scheitel aufreisst und als zusammenhängende Haut um die Stielbasis stehen bleibt.

Das Mitgetheilte zeigt, dass die beschriebenen, mit Schleier versehenen Agarici von den gymnocarpen dadurch unterschieden sind, dass sich ihr Fruchtträger nicht durch einfach centrifugales Wachsthum eines Hyphenbündels aufbaut, sondern zuerst einen aus gleichförmigem Bildungsgewebe bestehenden Körper darstellt, in dessen Innerem die einzelnen Theile durch Differenzirung angelegt, gleichsam aus der homogenen Grundmasse herausmodellirt werden. Bestimmte peripherische Gewebsportionen werden hierbei als Hüllen von Stiel und Hut abgesondert und zuletzt durchrissen. Die Natur des Velum partiale wird durch Bonordens Definition vollkommen passend bezeichnet. Das Velum universale von Amanita ein Mycelium oder einen Theil eines solchen zu nennen, ist nicht begründet; es ist einfach die peripherische Schichte des Körpers, welche gleich den übrigen Theilen aus dem noch aufzusuchenden Mycelium entstanden sein muss. Man findet nicht selten junge Amaniten neben den entwickelteren, an welchen von der Differenzirung in Hutoberfläche und Volva keine Spur vorhanden ist. Sie stellen Knöllchen dar, von denen die einen durchaus aus einem Gewirr feiner Hyphen mit eingelagerten, zahlreichen, blasigen Zellen bestehen, andere in der Region, wo Hut und Stiel später auftreten, nur zart- und dünnfädiges Gewebe zeigen. In wieweit diese Knöllchen normale Entwickelungszustände darstellen, müssen vollständigere Beobachtungen

erst zeigen, ich habe sie daher in die obige Entwickelungsreihe nicht aufgenommen.

Die Ausbildung und Entfaltung der angelegten Organe geschieht nicht in centrifugaler Folge. Nur beim Stiele beginnt die Streckung am Grunde, um nach oben fortzuschreiten und, wie die Messungen von Schmitz (Linnaea XVI) zeigen, gegen die Spitze hin an Intensität stetig zuzunehmen. In dem Hute scheint die Ausbildung sogar in gewissen Fällen centripetal, vom Rande nach der Insertionsstelle fortzuschreiten. Wenigstens beginnt bei Coprinus micaceus und comatus die durch das Schwarzwerden angezeigte Reife der (Sporen auf den Lamellen am Hutrande und der Schneide und schreitet von da allmählich nach der Hutmitte und der Lamellenbasis fort. Bei C. fimetarius findet die Reifung auf allen Punkten der Hymenialfläche gleichzeitig statt und dasselbe scheint bei Agaricus campestris, praecox und Amanita der Fall zu sein.

Vereinzelte Beobachtungen und die Darstellungen in Hoffmann's Icones analyticae machen es sehr wahrscheinlich, dass bei allen Agaricini velati und auch bei Boletus luteus und Verwandten die Entwickelung und die Natur der Vela die gleichen sind, wie in den beschriebenen Fällen. Ein Velum universale scheint mir nur bei verhältnissmässig wenigen Formen (Amanita und Volvaria Fries) vorzukommen, alle übrigen Schleierbildungen dagegen nach Art des V. partiale von Ag. campestris, praecox, Coprinus gebildet zu werden. In wieweit diese Vermuthung richtig ist, muss durch fernere Beobachtung der bisher zu sehr vernachlässigten ersten Jugendzustände ermittelt werden. Die Vermuthung steht mit den bestehenden Ansichten und Beschreibungen allerdings im Widerspruch, denn diese reden vom Velum universale auch bei anderen Gruppen, als Amanita und Volvaria. In den Beschreibungen, auch in Hoffmann's Icones analyticae, ist aber nie klar unterschieden zwischen dem Velum, dessen Entwickelung oben bezeichnet wurde, und beliebigen oberflächlichen Gewebeschichten, Haarüberzug und dergleichen; und es bedarf einer gründlichen, vielleicht auch für die Systematik erspriesslichen Durcharbeitung der Agaricinen, um über die Natur aller als Schleier beschriebenen Ueberzüge eine klare Uebersicht zu erhalten.

Der Bau der reifen beschleierten Agaricinen zeigt im Vergleich mit den gymnocarpen wenig durchgreifende Verschiedenheiten; einzelne Gruppen oder Arten haben natürlich auch hier ihre besonderen Eigenthümlichkeiten. Unter den letzteren ist der Ueberzug von dicken, borstenartigen oder rosenkranzförmigen Haaren erwähnenswerth, welcher die meisten Coprini in der Jugend bedeckt und oft Velum genannt wird. Bei der Reife des Hutes zerfallen zumal die rosenkranzförmigen in ihre kugeligen Glieder und diese sind dem Fruchtträger als glänzendes Pulver aufgestreut (C. micaceus, stercorarius, vgl. Fig. 25). Vollkommene Uebereinstimmung mit den gymnocarpen herrscht in dem Bau der Hymenialfläche; auch Coprinus ist hiervon, wie Hoffmann urgirt, Corda (Icon. I, tab. VII) übrigens schon abgebildet hat, nicht ausgenommen, denn die Lamellen zeigen hier die Trama, welche Fries ihnen abspricht, in Form eines schön ausgebildeten Pseudoparenchyms, und es ist wohl nirgends leichter und schöner zu beobachten als hier, wie dieses rundzellige Gewebe sich durch Dehnung der Gliederzellen feiner, fadenförmiger Hyphen entwickelt, welche denselben Verlauf wie die in den Lamellen gymnocarper Formen haben. Hut, Stiel, Velum

zeigen je nach Gruppe und Species faserige oder pseudoparenchymatische Structur. Die Zusammensetzung fast aller ausgebildeten Organe von Amanita aus blasigen Zellen und regellos verworrenen, feinen Hyphen ist vielfach beschrieben worden, am ausführlichsten von Hoffmann (Icon. analyt. Heft I). Was den Verlauf der Hyphen betrifft, so findet man auch bei den beschleierten Hymenomyceten in den meisten Theilen eine der Form entsprechende mehr oder minder deutliche Faserung. Bildungen eigenthümlicher Art sind von Hoffmann auf der Armilla des Fliegenschwammes gefunden, bei verwandten Arten bis jetzt vergebens gesucht worden. Die Aussenfläche dieses Organs ist von einer dünnen Schichte einer gelblichen, schmierigen, structurlosen Substanz überzogen. Bringt man letztere in Wasser, so erheben sich rasch aus ihr zahlreiche (mikroskopisch kleine) Körperchen von fettglänzendem Ansehen und der Form cylindrischer, meist in einen Knopf endender Stäbchen. Sie zeigen eine lebhafte undulirende und zitternde Bewegung, Gestaltveränderungen, wie Streckung und Verkürzung, Schlingenbildungen, u. s. f. Der Einwirkung des Wassers überlassen werden die Körperchen nach 24 Stunden oder längerer Zeit bewegungslos und nehmen meistens, doch nicht immer, die Gestalt hohler Kugeln mit fettglänzender Wand und wässerigem Inhalt an. Stofflich bestehen die Körper aus fett- oder harzartiger, in Alkohol und Aether löslicher Substanz, welche mit einer geringen Menge eines in genannten Flüssigkeiten unlöslichen, durch Jod gelb werdenden Stoffes gemengt ist. Sie gleichen in ihrer Erscheinung den beweglichen Bildungen, welche man an dem sogenannten Myelin [1]) unter Einwirkung von Wasser beobachtet, und dürften bei genauerer chemischer Untersuchung wohl gleiche oder ähnliche Zusammensetzung wie jenes zeigen.

Die Stäbchen für besondere Organe des Fliegenschwammes zu halten liegt kein Grund vor. Die Substanz, aus welcher sie sich entwickeln, mag vielleicht ein Zersetzungsprodukt der in der Jugend vorhandenen interlamellären Gewebeplatten sein.

Montagnites, eine wie es scheint zu den beschleierten Agaricinen gehörende Gattung, ist von den übrigen durch den Mangel des Hutes unterschieden. Die Lamellen entspringen strahlig rings um das obere, etwas verbreiterte Ende eines aus einer Volva hervortretenden cylindrischen Stiels (s. Corda, Icon. VI. Tab. XX; Explor. sc. d'Alger. t. 21). Die Entwickelung dieser sonderbaren Form ist noch zu untersuchen.

Litteratur
über Bau und Entwickelung der Hymenomyceten- und gymnocarpen Fruchtkörper.

Schmitz, Ueber die Bildung neuer Theile bei den Hymenomyceten.
—— Ueber die Längen-Ausdehnung bei den Pileaten. Linnaea Bd. XVI (1842).
—— Ueber Entwickelung, Bau und Wachsthum von Thelephora sericea und hirsuta. Linnaea XVII (1843) p. 417.
Bonorden, Allgem. Mykologie, p. 156—196 et passim.
—— Beobachtungen üb. den Bau d. Agaricinen. Bot. Ztg. 1858, p. 201 ff.
H. Hoffmann, Pollinarien und Spermatien von Agaricus. Bot. Ztg. 1856, p. 137 ff. (Speciell hierher Gehöriges p. 144.)
—— Beiträge zur Entwickelungsgesch. und Anatomie der Agaricinen. Bot. Ztg. 1860. p. 389 ff.

1) Vgl. Beneke, Studien über Gallenbestandtheile etc. Giessen 1862.

H. Hoffmann, Ueber contractile Gebilde bei Blätterschwämmen (die beweglichen Stäbchen an Amanita muscaria). Bot. Ztg. 1853, p. 857.

—— Icones analyticae fungorum, Liefg. I—III.

de Bary, Zur Kenntniss einiger Agaricinen. Bot. Ztg. 1859, p. 385.

J. de Seynes, Organisation des champignons supérieurs. Ann. sc. nat. 5e Sér. T. I. (Bringt fast nichts Neues und das Alte meistens viel unvollkommener, als seine ihm allerdings oft unbekannten Vorgänger.)

Die citirten Schriften haben hierher gehörende Fragen zu ihrem Hauptgegenstande. Für Einzelheiten sind noch anzuführen:

Fr. Nees ab Esenbeck, Plantarum mycetoidearum in hort. bonn. obs. evolutio. Nov. Act. Natur. Curios. Tom. XVI, pars I (1832). (Entwickelung des Agaricus [Volvaria] volvaceus).

Tulasne, Organisation des Tremellines. Ann. Sc. Nat. 3e Sér. Tom. XIX.

de Bary, Beitr. z. Morphol. d. Pilze I. (Exoascus).

—— Ueber d. Ascomyceten. (Peziza confluens).

Ferner sind zu vergleichen Corda's oben zum Theil citirte Icones und die descriptiven Werke, besonders Persoons Synopsis, Fries, Bulliard, Krombholz; auch die in den folgenden Capiteln zu citirenden Monographien.

Aus diesen Quellen und eigenen Beobachtungen ist der vorstehende Abschnitt zusammengetragen. Ihre geringe Zahl möge seine Lückenhaftigkeit und die vielleicht allzu schematische Fassung theilweise entschuldigen.

3. Fruchtträger der Gastromyceten.

Die reifenden Fruchtkörper der typischen Gastromyceten, welche Fries in die Gruppen Hymenogastrei, Lycoperdinei, Sclerodermei und theilweise auch Diplodermei (Geaster, wohl auch Diploderma, Sclerangium Lév., Mitremyces etc.) vertheilt hat, sind Behälter oder Säcke, ringsumgeben von einer geschlossenen Wand, dem Peridium (auch Uterus genannt), und im Inneren durch meist dünne, gebogene und nach allen Seiten miteinander anastomosirende Gewebeplatten in unzählige, meist mit blossem Auge eben noch deutlich erkennbare, manchmal jedoch auch grössere (bei Polysaccum erbsengrosse) Kammern getheilt, von denen die peripherischen unmittelbar an die Peridie angrenzen. Die gekammerte Gewebemasse ist der fruchtbildende Theil des Pilzes, Gleba genannt. Bei vielen Arten (Fig. 28) ist an der Basis eine mehr oder minder stark entwickelte, sterile, die Gleba gleichsam tragende Gewebeportion vorhanden, die polsterartig (z. B. Hymenogaster) oder in Form einer verlängerten verticalen Mittelsäule (Geaster, mit Ausnahme von G. hygrometricus, nach Vittadini) in die Gleba einspringt, oder, wie bei vielen Lycoperdonarten, zu einem dicken Stiele entwickelt ist. Die



Fig. 28.

Fig. 28. Octaviania asterosperma Vitt., halbirt, 8mal vergr. Nach Tulasne copirt.

Basalportion sitzt bei den über dem Boden reifenden und bei manchen unterirdischen allein dem Mycelium unmittelbar auf. Bei einer Anzahl der letzteren (Rhizopogon, Geaster) laufen dagegen Myceliumstränge in jede beliebige und oft in sehr zahlreiche Stellen der Peridienoberfläche ein. Einzelne Arten (z. B. der Gattung Hysterangium) lassen eine Basalportion nicht unterscheiden. Die Hymenogastreengattung Gautieria verhält sich in sofern exceptionell, als ihr die Peridie fehlt, die peripherischen Kammern der Gleba daher nach aussen offen sind.

Was den feineren Bau betrifft, so unterscheidet man in den Kammerwänden der Gleba eine Mittelschichte oder Trama, und auf beiden Oberflächen dieser eine Hymenialschichte. Beiderlei Theile (Fig. 29) gleichen in allem Wesentlichen den gleichnamigen im Fruchtlager der Hymenomyceten. Die Trama besteht in den genauer untersuchten Fällen (Hymenogastrei, Lycoperdon, Bovista, Scleroderma, Geaster) aus einem Geflechte von reich verzweigten Hyphen, welche vorzugsweise der Oberfläche der Wände parallel verlaufen und sowohl von einer Kammerwand in die benachbarten, als auch in das Gewebe der Peridie continuirlich übergehen. Zahlreiche dicht gedrängte Zweige der Tramafäden gehen gegen den Innenraum der Kammern, um hier das Hymenialgewebe zu bilden. In einer Reihe von Fällen sind sie verhältnissmässig kurz, gleichhoch, pallisadenartig nebeneinander und senkrecht auf die Tramafläche gestellt, sie bilden eine scharf abgegrenzte, den leeren Innenraum der Kammern austapezirende Hymenialschichte, welche der der Hymenomyceten ganz ähnlich ist (Hymenogastrei plurimi [Fig. 29], Geaster spec., Lycoperdon). In einer anderen Reihe von Fällen (Melanogaster, Scleroderma, Polysaccum, Geaster hygrometricus) sind die Hymenialhyphen verlängert, reich verästelt und alle in eine Kammer eintretenden zu einem diese ausfüllenden Geflechte verschlungen.



Fig. 29.

Bei den Hymenogastreen behält die Gleba die beschriebene Structur von ihrer ersten Anlage an bis zur völligen Reife. Ihr Gewebe ist dabei entweder fleischig, aus zartwandigen, saftreichen Zellen gebildet, seine Lücken Luft oder Flüssigkeit führend [z. B. Hymenogaster Klotzschii Tul., Octaviania carnea Corda[1])]; oder es besteht (Hysterangium, Melanogaster) aus zäh-gelatinösem Gallertfilz.

Fig. 29. Octaviania asterosperma Vitt. Dünner Schnitt einer Kammerwand. *t* Trama. *h* Hymenium, mit 5 sporenbildenden Basidien. Vergr. 180. Nach Tulasne copirt.

1) Die beiden genannten Species führe ich deswegen vorzugsweise als Beispiele an, weil sie Vielen leichter zugänglich sein werden, als andere Hymenogastreen. Beide kommen nämlich, wie es scheint häufig, auf Haideerde in den Blumentöpfen der Gewächshäuser vor. Ich fand beide vom Januar bis März, und zwar als oberirdische Pilze vegetirend, nur die ersten Jugendstadien unter der Bodenoberfläche zubringend.

Die Gleba von Scleroderma hat, nach Tulasne, vor der Sporenbildung gleichfalls die beschriebene Structur. Mit dem Beginn der Sporenreife wird das ganze die Kammern erfüllende Hymenialgewebe aufgelöst, der Pilz trocknet aus, die Trama bleibt als ein vertrocknetes, brüchiges Netzwerk stehen, dessen Maschen von der staubigen Sporenmasse ausgefüllt werden. Aehnlich verhält sich Polysaccum; nur lässt sich vor dem Austrocknen die ganze hymeniale Gewebemasse aus jeder Kammer herausnehmen als ein glatt umschriebener Körper, der von einer zarten, besonderen Wand (peridiolum), wohl einer abtrennbaren Schicht der Trama, umschlossen wird.

Auch bei Lycoperdon, Bovista, Geaster und Verwandten ist der junge Fruchtkörper saftig, der reife ausgetrocknet. Während der Jugend unterscheidet man in der Trama zweierlei Hyphen: dünne, zartwandige und protoplasmareiche, septirte, von denen die Hymenialbestandtheile als Zweige entspringen; und dickere, schon in der Jugend derbwandigere (meist querwandlose) Röhren. Letztere sind Glieder oder Aeste der nämlichen Hyphen wie die zarten Elemente. Sie laufen grösstentheils in der Fläche der Trama, senden jedoch auch, bei Bovista, Lycoperdon, oft Zweige quer durch die Kammern, von einer Wand in die gegenüberstehende. Mit Beginn der Sporenreife zerfallen die Hymeniumelemente und die zarten Hyphen, sie lösen sich auf und lassen nur unscheinbare, vertrocknende Ueberbleibsel zurück. Die dicken Röhren bleiben dagegen, sie werden grösser, ihre Wände stark verdickt und meist lebhaft (gelb bis braun) gefärbt. Sie bilden mit einander eine wollige, das Sporenpulver allenthalben durchsetzende Masse, Haargeflecht, Capillitium genannt. Eine genauere histiologische Bearbeitung der Entwickelung des Capillitiums wäre sehr wünschenswerth.

Das fertige Capillitium besteht in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aus einer Unzahl einzelner Röhren oder Hyphenstücke, welche nur locker mit einander verflochten, nicht aber verwachsen, und daher leicht und ohne Zereissung isolirbar sind. Gestalt, Grösse, Structur dieser Capillitiumfasern sind nach Gattungen und Arten verschieden, sie können zur Unterscheidung letzterer vortrefflich benutzt werden, und es ist schwer zu begreifen, wie ein Mann, der sehr viele Pilze untersucht hat, das Gegentheil hiervon behaupten mag. Meistens sind die Fasern unseptirt, einzellig: Einfache, oder nur ausnahmsweise verzweigte, kurz spindelförmige Röhren bei Geaster coliformis (Fig. 30, a); langgestreckt spindelförmig, meist unverzweigt, mit überaus fein ausgezogenen Enden und bis zum Schwinden des Lumens verdickter Membran bei G. fornicatus, fimbriatus, mammosus u. a. Bei den meisten Lycoperdonarten sind die gleichfalls unseptirten Fasern langgestreckt, gekrümmt, manchmal torulös, einfach oder in einzelne, sehr lange Aeste getheilt; die Enden theils fein ausgezogen, theils durch eine breite Querwand geschlossen, welch letztere die Ansatzstelle der Faser an den früher vorhandenen zarten Tramafaden bezeichnet. Die gleichfalls einzelligen Fasern von Bovista (Fig. 30, b) haben das Ansehen eines vielstrahligen Sternes. Sie zeigen einen kurzen, dicken Hauptstamm, welcher oft deutlich die frühere Ansatzstelle erkennen lässt und nach mehreren Seiten kurze Aeste aussendet. Letztere sind durchschnittlich viermal dichotom getheilt, die Länge der Dichotomien nimmt mit ihrem Grade zu, die Dicke ab, die des letzten Grades sind haarförmig verlängert und

fein ausgezogen. Mycenastrum (Fig. 30, c) hat kurze, dicke, einzellige Fasern mit einfach spindelförmigem oder in einige Zweige getheiltem Haupstamme,

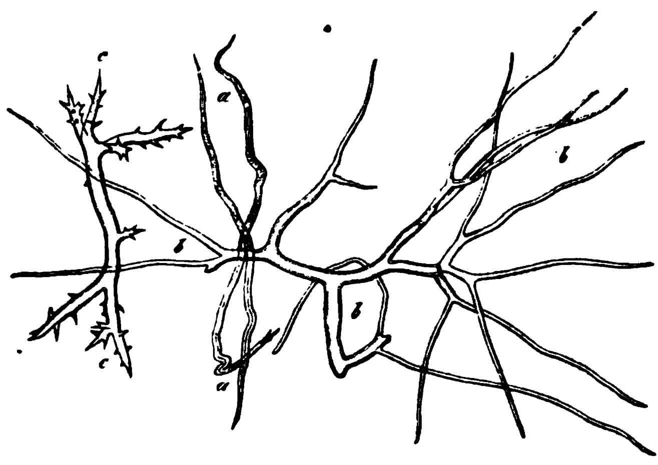


Fig. 30.

welcher, zumal an den Enden, mit kurzen, spitzen Aestchen wie mit Stacheln besetzt ist. Die Capillitiumfasern von Lycoperdon Bovista, giganteum sind meist mit Querwänden versehen, also mehrzellig, im übrigen gleichen sie denen der anderen, oben erwähnten Arten der Gattung.

Geaster hygrometricus ist unter den hier in Rede stehenden, mir bekannten Formen die einzige, deren reifes Capillitium ein zusammenhängendes Netz bildet. Die reich verzweigten, oft torulösen, ungemein dickwandigen Fasern sind wirr durcheinander gekrümmt und mit ihren oft kopfig angeschwollenen Enden fest aneinander gewachsen. —

Die sterile Basalportion des Fruchtkörpers ist ein dichtes Geflecht von Hyphen, welche denen der Trama ähnlich sind, und von welchem die Platten der letzteren ausstrahlen (Hymenogastrei); oder sie ist in derselben Weise wie die Gleba gekammert, die Kammern jedoch steril oder nur mit unbedeutenden Spuren von Fructificationsorganen (z. B. Lycoperdon). Auch in letzterem Falle verschwindet sie mit der Reife des Pilzes nicht. Der Bau der Mittelsäule von Geaster ist noch genauer zu untersuchen.

Die Peridie ist in den einfachsten Fällen (Hymenogastreen) eine gleichförmige Gewebeschicht, von verschiedener Mächtigkeit, aus fest verflochtenen, vorzugsweise in der Richtung der Oberfläche verlaufenden Hyphen gebildet. Ihre Structur ist bei Octaviania carnea ganz gleich der der Trama und sie ist auf ihrer Innenfläche wie letztere vom Hymenium überzogen. Bei Hymenogaster Klotzschii ist sie ebenso beschaffen, aussen jedoch noch von einem dichten und dicken Filz abstehender, gekrümmter Haare bedeckt. Ganz ähnliche Verhält-

Fig. 30. Capillitiumfasern, *a* von Geaster coliformis P. 190fach vergr.
b von Bovista plumbea P. 90fach vergr.
c von Mycenastrum Corium Desv. 90fach vergr.

nisse wiederholen sich wohl bei allen Hymenogastreen; die Verschiedenheiten beruhen theils in der Dicke der Peridie, theils darin, ob sie die gleiche oder verschiedene Consistenz und Structur hat wie die Trama; in letzterem Falle ist sie von der Gleba ablösbar. Die derb lederartigen Peridien von Scleroderma schliessen sich genau an die der Hymenogastreen an, und im Grunde auch die von Polysaccum. Bei letzterer Gattung sind die inneren Kammern der Gleba fruchtbar, einige concentrische Lagen peripherischer, kleinerer entbehren des Hymeniums und stellen mit einander die Peridie dar.

Bei den Lycoperdineen, bei Mycenastrum, Geaster, Sclerangium u. s. f. ist die Peridie in zwei concentrische, von einander trennbare Lagen gegliedert — Peridium interius und exterius. Die innere ist eine meist dünne Haut, spinnwebeartig zart bei Mitremyces, meist von papierartiger Consistenz, bei Mycenastrum aber über 2 Millim. dick, korkartig. Bei Bovista, Geaster, Lycoperdon[1] ist sie eine papierartige Haut, bestehend aus mehreren Lagen derber, in der Richtung der Oberfläche verlaufender Fäden, welche fest miteinander verflochten sind und im Allgemeinen Structur und Ansehen von Capillitiumfasern haben. Bei Geaster hygrometricus sind jene den letzteren völlig gleich und setzen sich continuirlich in sie fort, das Capillitiumnetz ist also der Peridie allenthalben angewachsen. Bei den untersuchten Lycoperden, Geaster fimbriatus, fornicatus sind jene Fäden von den Capillitiumfasern durch geringere Dicke und hellere Farbe verschieden, senden aber ins Innere der Peridie unzählige Zweige, welche, soweit sie frei sind, alle Eigenschaften der Capillitiumfasern haben. Die innere Peridie von Bovista plumbea hat einen ähnlichen Bau und auf ihrer Innenfläche gleichfalls einen dichten wolligen Ueberzug, welcher aus Fasern besteht, die von denen des Peridiengeflechtes entspringen. Dieselben haben aber mit den Capillitiumfasern weder Aehnlichkeit noch Zusammenhang; sie sind lang ausgezogene, feine, unverzweigte Fäden.

Die innere Peridie von Mycenastrum Corium ist ein dichtes, wirres, lufthaltiges Geflecht braunhäutiger Fäden, in der äusseren Region feinfaseriger und dichter als in der inneren. Auf der Innenfläche endigen die Fäden mit spitzen, den Capillitiumfasern ähnlichen, doch stets dünneren Aesten.

Die innere Peridie von Mycenastrum ist von einer weisslichen, weichen, dünnen Haut, der äusseren Peridie, überzogen, welche aus einem lockeren Geflecht farbloser, dünnwandiger, cylindrischer Hyphen besteht, und sich nach der Reife in Lappen abblättert, um schliesslich die innere rein zurückzulassen.

Entwickelter ist das Peridium externum bei Lycoperdon (L. Bovista und giganteum lasse ich auch hier bei Seite) und Bovista. Es besteht hier aus grosszelligem, meist pseudoparenchymatischem Gewebe, welches in manchen Fällen (Bovista plumbea) mehrere Lagen unterscheiden lässt und nach Aussen in Form von Warzen, Stacheln u. s. w. vorspringt. In der Jugend liegt es der inneren Peridie fest an, die Elemente beider gehen in einander über. Mit der

1) L. pyriforme, pusillum, constellatum und Verwandte; ich nenne keine Species, weil mir eine sichere Bestimmung derselben nicht möglich ist. Lyc. Bovista Fr. und giganteum haben einen anderen Bau als die Arten, von denen oben die Rede ist; ich finde denselben nirgends genau beschrieben, und da mir an alten, reifen Exemplaren, welche ich allein untersuchen konnte, manches zweifelhaft bleibt, begnüge ich mich hier damit, den Gegenstand fernerer Beobachtung zu empfehlen.

Reife erleidet die innere Lage der äusseren Peridie eine Desorganisation, sie verwandelt sich in eine schmierige oder flüssige Masse, die bald vertrocknet oder resorbirt wird; daher schält sich die äussere Peridie häufig von der inneren ganz los und zerfällt (Vittadini). Bei manchen, vielleicht den meisten Arten (z. B. Bovista plumbea, Lycoperdon perlatum nach Tulasne und Vittadini) betrifft die Desorganisation das ganze äussere Peridium, es verwandelt sich in eine schmierige Masse, welche beim Austrocknen zu einer spröden, fast structurlosen Haut wird.

Complicirter ist der Bau der Peridien von Geaster. G. hygrometricus (Fig. 31) stellt bekanntlich bis zur völligen Reife einen unter der Bodenoberfläche sitzenden, rundlichen, bis nussgrossen Körper dar. Kurz vor der Reife unterscheidet man auf dem senkrechten Längsschnitte an der Peridie sechs Schichten. Zu äusserst einen flockig-faserigen, bräunlichen Ueberzug, der sich einerseits in die den Boden durchwuchernden Myceliumstränge fortsetzt, andrerseits in die zweite Schicht übergeht: eine dicke, derbe, den ganzen Körper umziehende, braune Haut. Auf diese folgt nach innen eine weisse Schichte, welche an der Basis des Körpers besonders mächtig entwickelt ist und sich hier in die innere Peridie und Gleba unmittelbar fortsetzt. Die beiden letztgenannten Schichten bestehen aus fest verflochtenen, derben, zumeist in der Richtung der Oberfläche verlaufenden Hyphen; sie mögen unter dem Namen Faserschichte zusammengefasst werden. Die weisse Lage derselben ist, mit Ausnahme ihrer in die Gleba übergehenden Basalportion, innen bedeckt von der Collenchymschicht, einer knorpelig-gallertartigen Schichte, bestehend aus gleichhohen, lückenlos miteinander verbundenen Hyphen, welche pallisadenartig senkrecht zur Oberfläche stehen und bogig von den Fäden der Faserschicht entspringen. Die stark verdickten, geschichteten Zellwände der Collenchymschicht sind in hohem Grade quellbar. Innen von dem Collenchym folgt eine weisse Schichte, deren innerste Region die innere Peridie darstellt, während die äussere, die man Spaltschichte nennen kann, aus weichen, locker verwebten, in die innere Peridie vielfach übergehenden Hyphen besteht. Ist der Pilz ganz reif, so reisst, bei Einwirkung von Feuchtigkeit, in Folge der Quellung des Collenchymschichte, die äussere Peridie vom Scheitel aus sternförmig in mehrere Lappen auf, welche sich zurückschlagen, so dass ihre obere Fläche convex wird. Die Spaltschichte wird hierbei derart zerrissen, dass ihre Elemente als vergängliche Flocken theils an dem Collenchym, theils an der inneren Peridie hängen bleiben. Es ist bekannt, dass die Collenchymschicht ihre Hygroscopicität lange behält und die äussere Peridie lange auf dem

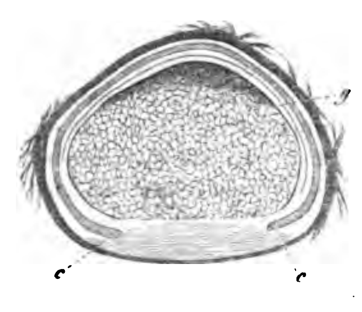


Fig. 31.

Fig. 31. Geaster hygrometricus, erwachsenes, fast reifes Exemplar, senkrechter, axiler Längsschnitt, kaum vergrössert. *c* Collenchymschicht, *g* Gleba, deren Scheitel von reifenden Sporen dunkle Farbe anzunehmen beginnt.

Gewebes. Letzteres besteht aus einem mehr oder minder dichten Hyphengeflechte, welchem die von den Zweigenden entspringenden Sporenmutterzellen in grosser Zahl ordnungslos eingebettet sind. Jenes füllt die Räume zwischen den fertilen Gruppen aus in Form breiter, weitaus die Hauptmasse des Körpers bildenden Streifen (Genabea) oder relativ schmaler Platten, welche auf Durchschnitten das Bild reich und oft fein verzweigter Adern gewähren (Terfezia, Delastria). Aussen wird der Körper von einer verschieden dicken Lage sterilen Gewebes als von einer Peridie umzogen, von der die Adern und Streifen im Innern entspringen; die Hyphen der fertilen Gruppen nehmen von den angrenzenden sterilen ihren Ursprung.

Ein dritter Typus wird durch die Gattung Balsamia dargestellt. Die Oberfläche des Körpers wird hier von einer dicken, überall geschlossenen Peridie umzogen, und der Innenraum ist in viele eng gewundene, luftführende Kammern getheilt mittelst dicker Gewebeplatten, welche von der Peridie entspringen gleich den Kammerwänden der Hymenogastreen. Wie bei diesen ist die Wand der Kammern mit einer Hymenialschichte ausgekleidet, deren Elemente ungefähr senkrecht auf jener stehen.

Eine ähnliche Structur wie die soeben beschriebene kommt der Gattung Tuber, oder doch wenigstens mehreren Arten derselben (T. rufum, mesentericum, excavatum u. a., Tulasne f. hyp. Tab. XVII, XVIII) in der Jugend zu, nur dass die Kammern sehr eng und ungemein reichlich gewunden und verzweigt sind. Schon in frühen Stadien wachsen aber Hyphen des angrenzenden Gewebes in den Raum der Kammern hinein, um denselben vollständig auszufüllen in Form eines dichten, in den Interstitien lufthaltigen und daher weissen

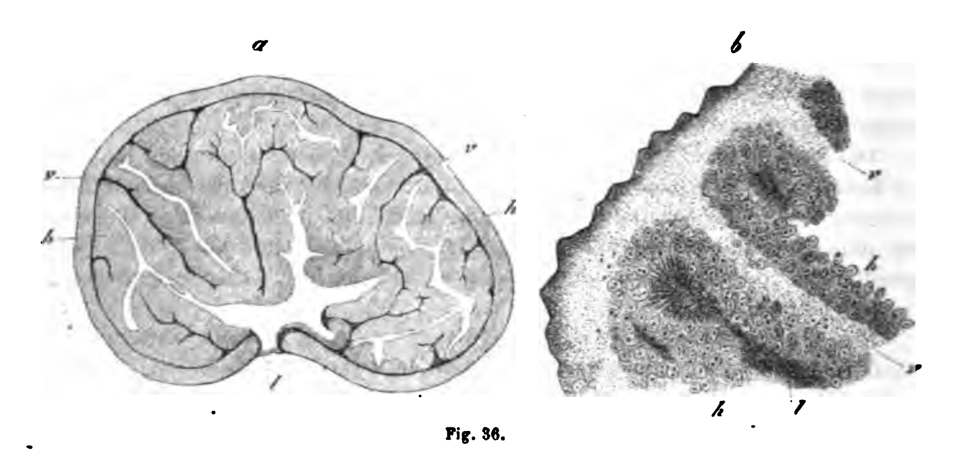


Fig. 36.

Geflechtes. Gleichzeitig nimmt die Hymenialschichte der Kammerwände an Dicke beträchtlich zu und erhält die Beschaffenheit eines massigen, allenthalben Sporangien tragenden, unordentlichen Geflechtes. Die Trama der Kammer-

Fig. 36. Tuber rufum Pico. Nach Tulasne fung. hypog. *a* kleines Exemplar, halbirt, 5mal vergr. in reflectirtem Lichte. Die weissen Adern, *l*, luftführend, die schwarzen, *r*, flüssigkeitführend. *h* Hymenialgewebe. *b* dünner Schnitt durch ein junges Exemplar, bei durchfallendem Licht, 15mal vergr. Buchstaben wie in *a*.

1 Zoll im Umkreis durchsetzenden Myceliumfilze sitzt. Aeltere, bei kräftiger Entwickelung des Pilzes etwa haselnussgrosse Exemplare lassen in ihrem Umfange die Faserschichte der Peridie unterscheiden, im Innern weichen die Hyphen zur Bildung der Glebakammern auseinander, in welche die Hymenialfäden hineinsprossen; die Collenchymschicht ist noch nicht vorhanden, ihre Entstehung habe ich nicht beobachtet. Auch diese Thatsachen zeigen eine Spaltung und Differenzirung eines ursprünglich gleichförmigen Hyphengeflechtes an. Für die übrigen Genera darf wohl das Nämliche angenommen werden.

Die Reife der Gleba beginnt bei Geaster hygrometricus (Fig. 31) im Scheitel und schreitet von da nach der Basis fort; nach Vittadini verhält sich Polysaccum ebenso. Nach Bonorden und Tulasne's Andeutungen beginnt sie bei Lycoperdon, Scleroderma, Polysaccum in der Mittellinie und schreitet centrifugal weiter. Eine genaue Verfolgung der angedeuteten Verhältnisse dürfte keine undankbare Aufgabe sein.

Eine von den bisher besprochenen typischen Gastromyceten verschiedene, complicirtere Bildung und Entwickelung zeigt zunächst die Gattung Batarrea (Fig. 32). Ihre Jugendzustände sind unbekannt. Ein halbreifes Exemplar von B. Steveni, welches ich untersuchte[1], hat die Gestalt eines polsterförmigen Körpers (a) mit regelmässig convexer oberer Fläche und einem Durchmesser von gegen 7 Cm. Der senkrechte Durchschnitt zeigt einen Bau, der sich im Groben dem eines fast reifen Geaster vergleichen lässt. Eine innere Peridie von der Form eines planconvexen, durchschnittlich 1 Cm. dicken, stumpfrandigen Agaricushutes umschliesst die fast reife Gleba; diese zeigt einen sclerodermaähnlichen Bau, nur dass die stärkeren Kammerwände vielfach senkrecht von der oberen zur unteren Fläche verlaufen; zwischen dem Sporenpulver befinden sich vereinzelte, oben (Seite 6) beschriebene Capillitiumfasern von unbekannter Entstehung. Die äussere, der inneren überall eng anliegende Peridie stellt über der Oberseite letzterer eine derbe, etwa 1 Mm. dicke Haut dar, ihre untere Portion ist ein massiger, mitten über 2 Cm. dicker, polsterförmiger Körper. Spätere Entwickelungszustände zeigen, dass sich zuletzt ein axiles, unter dem Centrum der inneren Peridie liegendes Stück des basalen Polsters zu einem bis fusslangen und 1—1½ Cm. dicken, aufrechten Stiele mit rissig-grobschuppiger Oberfläche entwickelt, welcher die innere Peridie emporhebt. Die Scheitel-

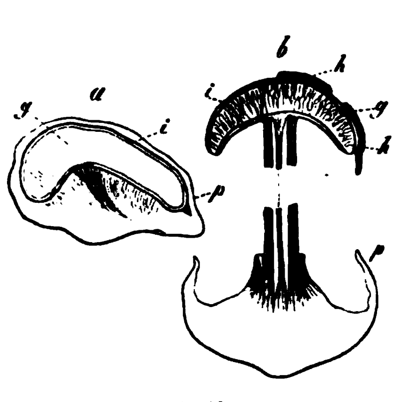


Fig. 32.

Fig. 32. Batarrea Steveni Fr. Senkrechte, axile Längsschnitte, ⅓ natürliche Grosse. halbschematisch. *a* jüngeres, doch schon grösstentheils reife Sporen führendes, *b* reifes Exemplar (im letzteren vom Stiel nur Scheitel und Basis gezeichnet). *p* und *h* äussere, *i* innere Peridie, *g* Gleba; die Strichelung in dieser bezeichnet die Stellung der stärkeren Tramareste.

1) Ich verdanke dasselbe der freundlichen Mittheilung der Herren Walz und Prof. Rogowitsch in Kiew.

region der äusseren wird hierbei von der Basis abgerissen, sie bleibt in Fetzen auf der Oberseite und am Rande der inneren hängen, die Basalportion umgibt das untere Stielende, der Volva von Amanita ähnlich. Schliesslich trennt sich die Wand der inneren Peridie ringförmig unterhalb des Randes, das obere Stück fällt von dem mit dem Stiele verbunden bleibenden unteren und der Gleba ab, die Sporen verstäuben. Das Gewebe von Bat. Steveni besteht durchweg aus derben Hyphen mit meist luftführenden Interstitien; in der Wand des hohlen Stiels verlaufen die Fäden senkrecht und parallel untereinander, wie es bei den meisten Hymenomyceten Regel ist. Gallertfilz ist bei der in Rede stehenden Art nirgends vorhanden. Von dem Stiele ist an dem noch mit geschlossener äusserer Peridie versehenen Exemplare nur in sofern eine Andeutung vorhanden, als das Gewebe der Basalportion an der späteren Ursprungsstelle des Stiels etwas dichter und dunkler gefärbt ist, als im Uebrigen.

Nach Vittadini gleicht die Entwickelung von Tulostoma (Fig. 33) der von Batarrea in sofern, als die innere Peridie anfangs von einer äusseren umschlossen, zuletzt durch die Streckung eines an ihrem Grunde sich entwickelnden Stiels aus letzterer und über den Boden, in welchem der ganze Pilz sich ausbildet, emporgehoben wird. Die äussere Peridie zerfällt alsdann sehr bald, man findet meistens nur die gestielte innere mit unscheinbaren Resten von jener: ich habe immer nur diesen letzteren Zustand gesehen. Tulostoma gleicht in demselben einer gestielten Bovista: der Stiel besteht aus geraden, parallel untereinander und senkrecht gestellten, fest vereinigten Hyphen; von der Structur der übrigen Theile sei hier nur erwähnt, dass die Peridie ein wiederum sehr characteristisch gebautes, dem von Geaster hygrometricus am meisten gleichendes Capillitiumnetz umschliesst. Die Ausbildung der Gleba schreitet von dem Scheitel zur Basis der Peridie fort und ist vor der Streckung des Stieles vollendet.

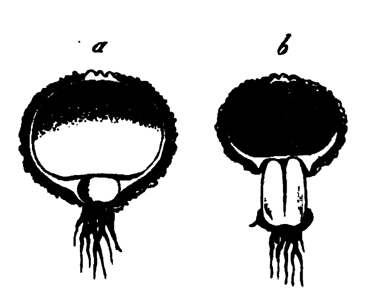


Fig. 33.

Die Gruppe der Podaxineen ist von den bisher beschriebenen Pilzen dadurch ausgezeichnet, dass ihre Peridien gestielt sind und das Ende des Stiels sich ins Innere der Peridie, meist bis zu ihrem Scheitel fortsetzt, als Mittelsäule, Columella. Von dieser strahlen die Kammerwände der Gleba aus. Ueber die Entwickelung dieser Pilze kennen wir nur einige auf Secotium bezügliche Daten durch Tulasne, nach denen besagte Gattung als eine gestielte und mit Mittelsäule versehene Hymenogastree kurz bezeichnet werden kann. Die übrigen Gattungen schliessen sich, den vorhandenen Beschreibungen nach, theils an die mit Capillitium und vergänglicher Trama versehenen, theils an diejenigen der oben beschriebenen Gastromyceten an, bei denen die Tramawände vertrocknend persistiren und das Capillitium fehlt. Die meist höchst eigenthümliche gröbere

Fig. 33. Tulostoma mammosum Fr. Natürl. Grösse, axiler Längsschnitt, nach Vittadini copirt. *a* vor Streckung der Stielanlage, Gleba im Scheitel die dunklere Färbung der Reife annehmend. *b* nach Beginn der Stielstreckung.

Organisation der hierher gehörenden Formen ist aus den unten zu citirenden Beschreibungen und Abbildungen, auch aus den schönen Copien letzterer in Payer's Botanique cryptogamique zu ersehen. Die feinere Structur zeigt bei den mir bekannten wenig Bemerkenswerthes. Nur das Capillitium scheint auch hier wiederum bei manchen Gattungen ganz besondere Eigenthümlichkeiten zu besitzen. Bei Podaxon spec. [1]) fand ich dasselbe aus sehr derben, braunhäutigen Röhren zusammengesetzt, welche gewunden, reich verzweigt sind und einerseits von den Hyphen der Columella entspringen, im Uebrigen aber zu einer ununterbrochenen, netzförmigen Röhre verschmolzen sind. Nirgends fand ich eine Querwand und nirgends ein freies, blindes Astende.

Besser als über die Podaxineen sind wir über Structur und Entwickelung der Phalloideengruppe orientirt. Ohne hier auf alle einzelnen Genera eingehen zu können, will ich die beiden Extreme der reichen und wunderbaren Formenreihe, Phallus (impudicus und caninus) und Clathrus kurz besprechen. Aus den vorhandenen Beschreibungen und Abbildungen (zumal Corda, Icon. V, VI lässt sich mit Sicherheit entnehmen, dass die übrigen Genera, bei aller Mannigfaltigkeit ihrer Gestaltung, im Wesentlichen übereinstimmenden Entwickelungsgang und Organisation zeigen.

Die Fruchtträger von Phallus (Fig. 34) entstehen als ovale, etwa 1 Mm. grosse Anschwellungen an den Myceliumsträngen und bestehen zuerst aus einem gleichförmigen, dichten, lufthaltigen Geflecht sehr zarter (primitiver) Hyphen. In grösser gewordenen Exemplaren differenzirt sich dieses zunächst in eine kuppelförmige, vom Insertionspunkte aus sich senkrecht erhebende Mittelsäule, eine die letztere umhüllende, glockenförmige Schichte von Gallertfilz — Gallertschichte — und eine die letztgenannte umgebende, an der Insertionsstelle in die Mittelsäule übergehende weisse Haut, die äussere Peridienwand. Die beiden letztgenannten Theile bestehen aus dem primitiven Gewebe. Mit der weiteren Vergrösserung, bei welcher der ganze Körper schmalere Eiform erhält und Aussenwand sowohl wie Gallertschicht unter gleichbleibender Structur an

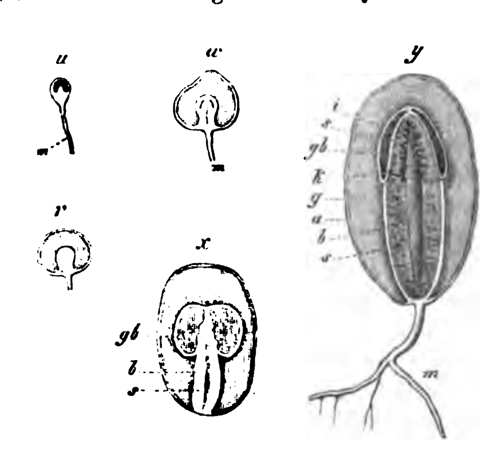


Fig. 34.

Fig. 34. Phallus caninus, junge Fruchtträger zum Theil dem Mycelium (m) aufsitzend. axile, senkrechte Längsschnitte, natürl. Gr. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben u—y. y noch nicht völlig erwachsenes, doch sporenreifes Exemplar. a Aussenwand, i Innenwand, g Gallertschicht der Peridie. b Basalstück, k Kegel, s Stiel, gb Gleba.

1) Als Podaxon carcinomatis bezeichnet, am Cap von Drège gesammelt, im Kunze'schen Herbar. Die Bestimmung ist mir zweifelhaft, weil sich zwei sehr verschiedene Formen mit derselben Bezeichnung in genannter Sammlung befinden.

Umfang und Dicke zunehmen, nimmt die Mittelsäule die Gestalt eines runden, von cylindrischem Stiel getragenen Kopfes an. Ihr zunächst gleichförmiges primitives Gewebe differenzirt sich dabei in die Gleba, das den Phalloideen eigenthümliche, im vorliegenden Falle einen einfachen spindelförmigen Stiel darstellende Receptaculum dieser, und eine die genannten Theile umziehende weisse Haut. Diese bildet die innerste Schichte der Peridie, welche letztere somit aus drei concentrischen Lagen besteht: der weissen Aussen- und Innenhaut, welche am Grunde ineinander übergehen, und der zwischen beiden liegenden, weit mächtigeren Gallertschicht. Die Gleba liegt in dem kopfförmigen oberen Theile der Mittelsäule, in Form eines dicken, auf dem senkrechten Durchschnitt halbkreisförmigen, horizontal stehenden Ringes, welcher aussen von der inneren Peridienhaut umzogen wird und mit seiner Innenfläche einem kegelförmigen, axilen Stücke der Mittelsäule anliegt. Dieses Stück, welches kurz als Kegel bezeichnet sein mag, geht durch die ganze Gleba hindurch bis zum Scheitel der Mittelsäule. Die Structur der Gleba gleicht der der anderen Gastromyceten. Ihre Kammern sind sehr zahlreich und eng, die Trama besteht, bei einigermassen vorgeschrittener Entwickelung, aus weichem Gallertgewebe, ihre Platten entspringen einerseits von der inneren Peridienwand, andererseits von dem Kegel. Die der Gleba angrenzende äusserste Zone des letzteren spaltet sich bei Ph. impudicus früh als besondere Schichte von dem inneren Gewebe ab, um zuletzt den freien, kegelförmigen »Hut«, welcher die Gleba trägt, darzustellen. Bei Ph. caninus unterbleibt diese Spaltung. Der Stiel ist ein die Längsachse der ganzen Mittelsäule von der inneren Peridienwand bis gegen die Basis hin durchziehender, erst sehr schmal, später breiter spindelförmiger Körper. Seine erste Anlage erscheint als ein durchscheinender Streifen und ist von dem weissen, lufthaltigen primitiven Gewebe nur durch den Mangel der Luft in seinen Interstitien unterschieden. Mit dem weiteren Wachsthum differenzirt sich das gleichförmige Hyphengeflecht in einen axilen Gewebestrang und eine peripherische Schicht, die Stielwand. Letztere besteht aus Platten eines rundzelligen Pseudoparenchyms (Merenchyms), welche, ähnlich wie die der Gleba, zur Bildung einer (Ph. caninus) oder mehrerer (Ph. impudicus) Schichten ringsum geschlossener Kammern mit einander verbunden sind. Diese sind geräumig, aber von oben nach unten so sehr zusammengedrückt, dass die Weite ihres Innenraums der Dicke ihrer Wände kaum gleichkommt: die Wände selbst sind vielfach gewunden und gefaltet. Die Kammern sind ausgefüllt von weichem Gallertfilz, und das gleiche Gewebe bildet auch den axilen Strang des Stieles. In dem obersten Ende ist die Stielwand nur mit grubig faltiger Oberfläche versehen, nicht gekammert. Einmal angelegt vergrössert sich der Stiel gewaltig, das Merenchym seiner Wand von dem Zeitpunkte an, wo es deutlich unterschieden wird, nur durch Ausdehnung seiner Zellen, die übrigen Theile wohl auch durch Bildung neuer Formelemente. Mit der gewaltigen Vergrösserung des Stiels hält das Wachsthum der beiden äusseren Schichten und der Innenwand der Peridie, soweit sie die Gleba umgibt, gleichen Schritt. Das Gewebe des Kegels und des unterhalb der Gleba befindlichen Theiles der Mittelsäule nimmt dagegen in dem Maasse an Mächtigkeit ab, als der Stiel sich ausdehnt. Bei Ph. caninus stellt es zuletzt nur noch eine dünne, weisse Haut dar; bei Ph. impudicus bleibt es unterhalb der Gleba mächtiger,

ein napfförmiges, das untere Stielende stützendes Basalstück darstellend, in dem Kegel wird es gleichfalls zu einer dünnen, weissen Haut ausgedehnt. Die Gleba, in welcher mit der Dehnung des Stiels die Sporenbildung ihr Ende erreicht hat oder demselben nahe ist, wird bei Ph. caninus zu einer dünnen, den oberen Theil des Stiels dicht unter der äussersten Spitze überziehenden, kegelförmigen Schichte ausgedehnt; bei Ph. impudicus vermindert sich ihre Dicke im Verhältniss zu der Ausdehnung ihrer Oberfläche weniger, die Fäden der Trama zeigen selbst ein actives Wachsthum durch Ausdehnung ihrer Zellen. In der Structur der den Stiel umgebenden Theile tritt während dieser Vergrösserung ausser einer deutlichen Grössezunahme der Hyphen keine hier erwähnenswerthe Veränderung ein. Die Merenchymzellen des Stiels bleiben stets zartwandig und von wässeriger Flüssigkeit erfüllt. Zuletzt steht alles Wachsthum durch Ausdehnung vorhandener oder Bildung neuer Zellen in allen Theilen still, und nun erfolgt eine plötzliche Längenstreckung des Stiels; dieser drängt die auf seiner Spitze befestigte Gleba gegen den Scheitel der Peridie, durchbricht diesen und hebt die Gleba weit über denselben empor. Die Längenstreckung erfolgt lediglich dadurch, dass die gefalteten Merenchymplatten seiner Wand aufgerichtet und geglättet werden, bis die Höhe der Kammern ihrer Breite wenigstens gleich ist. Und zwar geschieht die Aufrichtung der Kammern indem sie durch Ausscheidung von Luft in ihrem Innern gleichsam aufgeblasen werden. Der Gallertfilz, welcher sie anfangs erfüllt, zerreisst und verschwindet, und auch der axile Gallertstrang wird zerrissen und durch Luft ersetzt. Bei Ph. impudicus findet dieser Process an allen Punkten gleichzeitig statt, bei Ph. caninus beginnt er oben und schreitet langsam gegen das untere Ende fort. Mit der Streckung des Stiels reisst die innere Peridie von Ph. caninus unter der Gleba ringförmig durch, ihr oberes Stück sammt dem Reste des Kegels wird mit dieser emporgehoben, das untere bleibt rings um die Stielbasis stehen. Bei Ph. impudicus reisst auch die innere Peridienwand an ihrem Scheitel, die Gleba spaltet sich von ihr ab und tritt aus ihr hervor. Ein ringförmiger Querriss im unteren Theile des Kegels trennt das um die Stielbasis stehen bleibende, napfförmige Basalstück von der oberen Portion; diese wird in Fetzen zerrissen, der Hut, welcher die Gleba trägt, hierdurch von dem Stiele getrennt, mit Ausnahme seines oberen, der Stielspitze fest angewachsenen Randes.

Es ist aus den Beschreibungen genugsam bekannt, dass die ins Freie getretene Gleba in Folge eines Zerfliessens ihres Gallertgewebes als eine die Sporen enthaltende schmierige Masse von ihrem Träger abtropft. Bei Ph. caninus nehmen der Kegel und der die Gleba überziehende Theil der inneren Peridienwand an diesem Desorganisationsprocess Theil, sie werden schon vor dem Zerfliessen jener unkenntlich. In Betreff weiterer Einzelheiten und Artunterschiede verweise ich auf die unten anzuführenden ausführlicheren Arbeiten und die Beschreibungen in den systematischen Werken.

Clathrus stimmt, wie seit Micheli bekannt ist, mit Phallus überein in Beziehung auf die Beschaffenheit der Gleba und der Peridie. Das Receptaculum aber, welches jene aus letzterer hervorhebt, hat die Form eines grobmaschigen, je nach den einzelnen Arten verschieden gestalteten, die Aussenfläche der Gleba umgebenden Netzes oder Gitters. Wie wir besonders durch Tulasne (Expl. sc. d'Algérie) wissen, beginnt die Entwickelung dieser Theile auch hier mit einer

den Scheitel hin fort. Einmal angelegt wachsen alle Theile in ihrer besonderen Weise. Die Sporangien nehmen linsenförmige, an der Insertionsstelle des Funiculus genabelte Gestalt an, ihr Anfangs gleichförmiges Gewebe differenzirt sich in drei concentrische Schichten, und von der innersten dieser sprossen die Elemente des Hymeniums, wie bei anderen Gastromyceten, in den durch Verschwinden des Gallertfilzes leer gewordenen Innenraum. Der Funiculus nimmt, wohl durch Einschiebung neuer Hyphenzweige, grössere Dichtigkeit an; er streckt sich zugleich in die Länge und erhält korkzieherartige Krümmungen. Die Peridie nimmt an Umfang zu; das ihren Scheitel bedeckende Epiphragma hört zuletzt auf, ihrer Ausdehnung zu folgen, zerreisst und verschwindet. Gleichzeitig wird der im Innern befindliche Gallertfilz zerrissen und durch Vertrocknen unkenntlich, die bekannte Form und Structur des reifen Pilzes ist somit hergestellt. Aus Tulasne's Mittheilungen geht hervor, dass die Entwickelung von Cyathus mit Crucibulum im Wesentlichen durchaus übereinstimmt und das Gleiche darf für Nidularia angenommen werden, nur dass hier der Funiculus, wenigstens bei der Reife, ganz fehlt. Von den fertigen Theilen des Fruchtträgers zeigt der Funiculus einige besonders erwähnenswerthe Structureigenthümlichkeiten. Bei Crucibulum besteht derselbe aus einem Strange paralleler, derbwandiger Hyphen, welche beim Befeuchten weich und in geringem Grade dehnbar werden. Einerseits inserirt er sich der Peridie, andererseits der nabelförmigen Vertiefung an der Oberfläche des Sporangiums. An der letzteren Insertionsstelle ist er zu einer etwa $^2/_3$ Mm. grossen Anschwellung verbreitert, welche oben Nabelbüschel genannt worden ist. Dieses besteht aus einer beutelförmigen äusseren Lage, welche von festen, straff vom Funiculus zur Sporangiumoberfläche ausgespannten Hyphen gebildet, auf ihrer Oberfläche ausserdem von einem lockeren, wolligen Geflecht reich verzweigter Fäden bedeckt wird. Der Beutel umschliesst einen Strang langer, dünner, verzweigter Fäden, die einerseits dem Sporangium, andererseits dem Grunde des Beutels angewachsen und, vielfach hin- und hergebogen, zu einem in Gallerte eingebetteten, dichten Knäuel zusammengewirrt sind. In Wasser quillt die Gallerte sofort bis zur Unkenntlichkeit auf. Wird der befeuchtete Beutel verletzt, so quillt das Knäuel sofort aus der Oeffnung hervor, und eine leichte Zerrung genügt, um dasselbe zu einem 3—4 Cm. langen, feinen, fadenförmigen Strange auszustrecken. Etwas complicirter noch und, wie Tulasne gezeigt hat, nach den Arten verschieden, ist der Funiculus bei Cyathus gebaut. Bei C. striatus z. B. hat er eine Länge von durchschnittlich etwas über 2 Mm. Er ist ungefähr cylindrisch und in der Mitte durch eine tiefe quere Einschnürung in ein unteres und oberes Stück getheilt. Jenes und das dünne Mittelstück besteht aus einem Geflechte reich verästelter, dickwandiger aber feiner Hyphen, welches trocken spröde, befeuchtet zähe und bis auf etwa die doppelte Länge ausdehnbar ist. Das obere Stück stellt einen vom unteren zur Sporangiumwand ausgespannten, in diese übergehenden Beutel dar; in diesem liegt ein aus feinen parallelen Hyphen bestehender fadenförmiger Strang, der etwa 3 Cm. lang und daher in dem nur 1 Mm. langen Raume des Beutels in zahlreiche Windungen gelegt ist. Das obere Ende des Stranges ist dem Sporangium inserirt, das untere geht in ein Knäuel über, welches dem im Nabelbüschel von Crucibulum befindlichen gleich, von Gallerte umhüllt und in das etwas angeschwollene untere Ende des Beutels einge-

schlossen ist. Die Wand des Beutels ist dem unteren Stücke des Funiculus im Wesentlichen gleich gebaut. Der ganze Körper ist im trockenen Zustande ziemlich spröde. Durch begierige Aufsaugung von Wasser schwillt er an, wird weich und biegsam; der gewundene Strang lässt sich nach Zerreissung des Beutels zu seiner oben bezeichneten Länge ausstrecken, ohne erheblich über diese hinaus gedehnt werden zu können; das Knäuel am Grunde verhält sich dem von Crucibulum ganz gleich, durch leichte Zerrung werden seine Hyphen in dem Maasse gestreckt, dass der ganze Strang auf eine Länge von 8 Cm. ausgezogen werden kann. Die Hyphen des streckbaren Gewebes der Funiculi sind dünn und mit meist bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Wänden versehen. Sie bestehen aus langen Gliederzellen, die mit angeschwollenen Enden aufeinanderstehen und an diesen die im 1ten Capitel (Seite 15) erwähnten eigenthümlichen Schnallenbildungen zeigen. —

Vergleicht man die Nidularieen mit den typischen stiellosen Gastromyceten, so ist eine Uebereinstimmung in dem Entwickelungsplane unverkennbar, die Nidularieen im Grunde nur durch die geringe Zahl und Weite ihrer durch relativ sehr dicke Wände von einander getrennten Kammern ausgezeichnet, und dadurch, dass mit der Reife der in Gallertfilz umgewandelte Theil der Gleba verschwindet, die Kammern der Gleba hierdurch zu den getrennten Sporangien werden.

Bei den Nidularieen sowohl wie den Phalloideen tritt besonders deutlich hervor, wie die verschiedenen Theile des reich gegliederten Fruchtkörpers dadurch entstehen, dass verschiedene Regionen eines ursprünglich gleichförmigen, primitiven Hyphengeflechtes verschiedene Structur annehmen und dann, jede in ihrer besonderen Weise, zu den dauernden oder transitorischen Organen des Pilzes heranwachsen. Es mag hier nochmals daran erinnert werden, dass der gleiche Vorgang bei der Anlegung des Fruchtkörpers sämmtlicher Gastromyceten und der beschleierten Hymenomyceten stattfindet.

Ueber Sphaerobolus kennt man zur Zeit, ausser einigen guten anatomischen Details, welche Corda (Ic. V, p. 66) gegeben hat, und der von Tulasne und Bonorden gleichzeitig gefundenen Thatsache, dass seine Fructification mit der der Gastromyceten übereinstimmt, nicht viel mehr, als die ersten Beschreibungen besagen. Auf diese möge daher verwiesen werden, bis die Entwickelungsgeschichte des interessanten Pilzes eine vollständigere Bearbeitung findet.

4. Fruchtträger von Elaphomyces und den Tuberaceen.

Die reifenden Fruchtkörper von Elaphomyces[1] zeigen eine dem gleichnamigen Organe der Gastromyceten entsprechende überall geschlossene Peridie, welche aus zwei mehr oder minder scharf hervortretenden, übrigens immer fest miteinander verbundenen Schichten besteht. Die innere derselben (Peridium im engeren Sinne nach Vittadini) ist ein mächtiges, aus dicht verfilzten, manchmal sehr derbwandigen Hyphen zusammengeflochtenes Ge-

1) Die sich hier anschliessende kleine Gattung Onygena sowie die ungenügend bekannten Formen, welche als Cenococcum und Endogone bezeichnet werden, lasse ich hier unberücksichtigt.

webe. Die äussere (Cortex Vittad.) ist dünner, je nach den Arten von verschiedener Consistenz und entweder glatt oder warzig, haarig, stachelig. Ihr Bau wechselt gleichfalls nach den Species und ist für die meisten derselben noch nicht genauer beschrieben. Bei E. granulatus ist sie hart, spröde und mit Warzen dicht besetzt; die Mitte einer jeden dieser besteht aus einer kegelförmigen Gruppe unregelmässig gestalteter und mit überaus stark verdickten, lebhaft gelben Wänden versehenen Zellen. Die Basen dieser Kegel sitzen der Innenschicht unmittelbar auf und berühren einander seitlich. Die Zwischenräume zwischen den Kegeln und die Gipfel derselben werden theilweise ausgefüllt, beziehungsweise bedeckt von einem lückenlosen, aus vielen zur Oberfläche concentrischen Lagen vierseitig prismatischer Zellen bestehenden Gewebe; innerhalb einer jeden Lage sind die Zellen in Reihen geordnet, welche von jedem Kegel aus strahlig divergiren und in den Zwischenräumen mit den von benachbarten Kegeln ausstrahlenden zusammenstossen. Ein der Oberfläche paralleler Schnitt ist somit aus zierlichen, von strahligen Zellreihen gebildeten rundlichen Facetten zusammengefügt, deren jede in ihrer Mitte eine Gruppe derber lebhaft gelber Zellen zeigt.

Von der Peridie entspringt allenthalben ein den Innenraum durchsetzendes, locker verfilztes Geflecht dünner langgliederiger Hyphen; hie und da sind diese, zumal bei jüngeren Exemplaren, wohl zu grösseren, von der Peridie nach innen vorspringenden Platten oder Strängen dichter vereinigt, eine in abgeschlossene Kammern getheilte Gleba ist jedoch nicht vorhanden. Die Lücken des dünnfädigen Geflechtes sind allenthalben locker ausgefüllt von dem fruchttragenden Gewebe: Hyphen, die zwei- bis dreimal dicker als die ersterwähnten, kurzgliederig, vielfach gekrümmt zu Knäueln verflochten sind und an ihren Zweigenden die Sporenmutterzellen tragen. Mit der Sporenreife wird das ganze fruchttragende Gewebe gallertig aufgelockert und verschwindet, das dünnfädige Geflecht bleibt als zartes Capillitium zwischen dem trockenen, massigen Sporenpulver zurück.

Die Fruchtkörper der typischen Tuberaceen haben bekanntlich die Gestalt von Knollen, welche entweder mit einer deutlichen Basalportion dem Mycelium aufsitzen (z. B. Terfezia, Delastria) oder (z. B. Tuber) in der Jugend ringsum von dem Mycelium eingehüllt sind und mit ihm zusammenhängen, während dasselbe zur Zeit der Reife verschwunden ist und der Fruchtkörper alsdann nackt und frei im Boden liegt.

Ihre Oberfläche ist entweder (abgesehen von den vielfach vorkommenden Warzen und Rauhigkeiten) glatt und nur mit ganz unregelmässigen, so zu sagen zufälligen grösseren Unebenheiten versehen (z. B. Tuber aestivum, melanospermum u. s. w., Terfezia) oder sie zeigen typische, grubige Vertiefungen oder enge und tief einspringende, gyrös gewundene Furchen (z. B. Hydnobolites, Genabea). Der Fruchtkörper besteht im einfachsten Falle, nämlich bei Hydnobolites, aus einem fleischigen, von dicht verflochtenen Hyphen gebildeten Gewebe, dem allenthalben zahlreiche, den Hyphenästen aufsitzende Sporenmutterzellen eingelagert sind; nur die oberflächlichste Gewebeschicht stellt eine Art Peridie dar, einen zarten, aus sterilen Hyphen bestehenden Flaum.

In einer zweiten Reihe von Formen unterscheidet man eine sterile Grundmasse und zahlreiche dieser eingebettete Gruppen oder Nester fruchttragenden

Gewebes. Letzteres besteht aus einem mehr oder minder dichten Hyphengeflechte, welchem die von den Zweigenden entspringenden Sporenmutterzellen in grosser Zahl ordnungslos eingebettet sind. Jenes füllt die Räume zwischen den fertilen Gruppen aus in Form breiter, weitaus die Hauptmasse des Körpers bildenden Streifen (Genabea) oder relativ schmaler Platten, welche auf Durchschnitten das Bild reich und oft fein verzweigter Adern gewähren (Terfezia, Delastria). Aussen wird der Körper von einer verschieden dicken Lage sterilen Gewebes als von einer Peridie umzogen, von der die Adern und Streifen im Innern entspringen; die Hyphen der fertilen Gruppen nehmen von den angrenzenden sterilen ihren Ursprung.

Ein dritter Typus wird durch die Gattung Balsamia dargestellt. Die Oberfläche des Körpers wird hier von einer dicken, überall geschlossenen Peridie umzogen, und der Innenraum ist in viele eng gewundene, luftführende Kammern getheilt mittelst dicker Gewebeplatten, welche von der Peridie entspringen gleich den Kammerwänden der Hymenogastreen. Wie bei diesen ist die Wand der Kammern mit einer Hymenialschichte ausgekleidet, deren Elemente ungefähr senkrecht auf jener stehen.

Eine ähnliche Structur wie die soeben beschriebene kommt der Gattung Tuber, oder doch wenigstens mehreren Arten derselben (T. rufum, mesentericum, excavatum u. a., Tulasne f. hyp. Tab. XVII, XVIII) in der Jugend zu, nur dass die Kammern sehr eng und ungemein reichlich gewunden und verzweigt sind. Schon in frühen Stadien wachsen aber Hyphen des angrenzenden Gewebes in den Raum der Kammern hinein, um denselben vollständig auszufüllen in Form eines dichten, in den Interstitien lufthaltigen und daher weissen

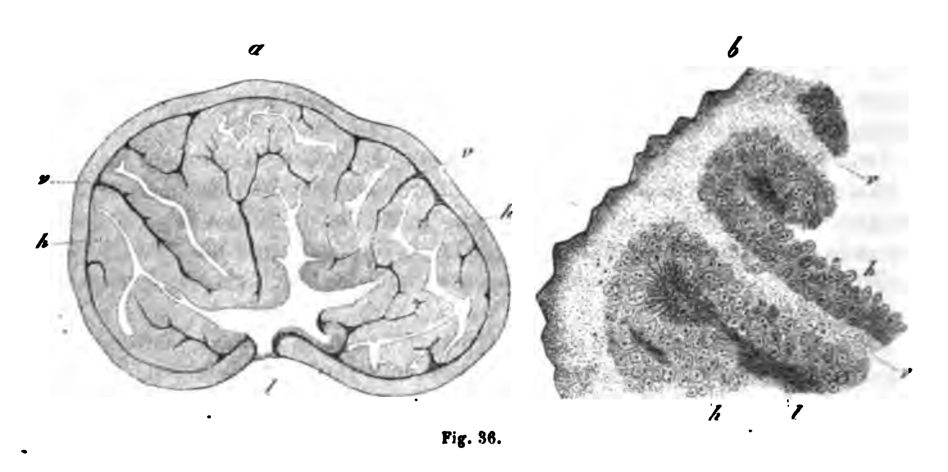


Fig. 36.

Geflechtes. Gleichzeitig nimmt die Hymenialschichte der Kammerwände an Dicke beträchtlich zu und erhält die Beschaffenheit eines massigen, allenthalben Sporangien tragenden, unordentlichen Geflechtes. Die Trama der Kammer-

Fig. 36. Tuber rufum Pico. Nach Tulasne fung. hypog. *a* kleines Exemplar, halbirt, 5mal vergr. in reflectirtem Lichte. Die weissen Adern, *l*, luftführend, die schwarzen, *v*, flüssigkeitführend. *h* Hymenialgewebe. *b* dünner Schnitt durch ein junges Exemplar, bei durchfallendem Licht, 15mal vergr. Buchstaben wie in *a*.

wände behält bei manchen Arten ihre ursprüngliche Beschaffenheit bei. Diese Verhältnisse bedingen das characteristische, marmorirte Aussehen des Durchschnittes einer reifen oder reifenden Trüffel (Fig. 36): in einer dunkelfarbigen Grundmasse, dem fruchttragenden Geflechte, verlaufen zweierlei verzweigte Adern, dunkel gefärbte und daher wenig auffallende, welche der Trama entsprechen und keine Luft enthalten (Venae lymphaticae, Veines aquifères Tul., Venae internae Vittadini) und weisse, luftführende (Veines aërifères, Venae externae). Erstere entspringen immer von der Innenfläche der Peridie. Letztere (und wahrscheinlich schon die Hohlräume, durch deren Ausfüllung sie entstehen) reichen an einzelnen Stellen bis zur Oberfläche der Peridie, münden daselbst gleichsam nach aussen; und zwar geschieht dies an ordnungslos über die Oberfläche zerstreuten Orten, oder so, dass sich die Adern von allen Seiten her in einen an einem bestimmten Punkte des Umfanges mündenden Hauptstrang vereinigen. Manche Tuberarten (z. B. T. dryophilum, rapaeodorum) lassen nur Luftadern in der überall gleichmässig von Sporenmutterzellen durchsetzten Grundmasse unterscheiden; wenigstens in ihren bis jetzt bekannten Entwickelungsstadien.

Was den feineren anatomischen Bau der Tuberaceen betrifft, so ist dem Gesagten noch hinzuzufügen, dass die peripherische, als Peridie bezeichnete Schichte eine meist mächtige, dichte, pseudoparenchymatische Gewebemasse darstellt. Die äusseren Zellenlagen derselben sind in den meisten Fällen mit verdickten und der braunen bis schwarzen Farbe der Oberfläche entsprechend gefärbten Wänden versehen, seltner sind sie zartwandig und die Oberfläche von abstehenden Haaren bedeckt (Tuber rapaeodorum u. a.). Mit Ausnahme von Stephensia, deren Peridie scharf von einander abgesetzte Schichten zeigt, gehen die äusseren Zellenlagen ganz allmählich in die inneren über und diese ebenso in die zwischen dem fruchttragenden Gewebe verbreiteten sterilen Adern und Streifen. Letztere zeigen entweder (Genabea) den gleichen, pseudoparenchymatischen Bau wie die Peridie; oder, in den meisten Fällen, lassen sie, der Trama der Gastromyceten ähnlich, einen Verlauf ihrer Hyphen erkennen, welcher dem der Adern folgt.

Die Tuberaceengattungen Hydnocystis, Hydnotria und Genea sind hier unberücksichtigt geblieben, weil ihre genauere Betrachtung zu sehr in descriptive Einzelheiten führen würde; hier mag die Bemerkung genügen, dass sie in ihrem ganzen Bau die Mitte halten zwischen Tuberaceen und den typischen Discomyceten.

Ueber die ersten Entwickelungsstadien von Elaphomyces und den Tuberaceen liegen nur wenige Beobachtungen vor.

Die jüngsten Fruchtträger von Elaphomyces granulatus[1]) welche ich gefunden habe, sind $1^1/_2$ bis 2 Mm. grosse, kugelige Körperchen, welche im Innern eines dichten, schmutzig gelben Myceliums sitzen. Ihre Oberfläche ist mit einer Corticalschichte überzogen, welche die gleiche Dicke, Farbe und warzige Oberfläche zeigt, wie bei erwachsenen Exemplaren, und aus einem zartwandigen, unordentlichen Pseudoparenchym besteht, dessen Elemente vielfach mit

1) Vielleicht besser E. asperulus Vitt., wenn zwischen beiden Arten überhaupt eine Grenze gezogen werden könnte.

den Myceliumfäden in continuirlichem Zusammenhange stehen. Die Corticalschichte umgibt eine aus dicht verflochtenen, zarten Hyphen gebildete, den ganzen inneren Raum ausfüllende Gewebemasse, welche allenthalben den gleichen Bau, nur in verschiedenen Regionen verschiedene Farbe zeigt; eine kleine, centrale Portion ist weisslich, diese wird umgeben von einer schmutzig violetten Schichte, und eine zwischen letzterer und dem Cortex liegende schmale Zone hat wiederum weisse Farbe. Wie spätere Zustände zeigen, wird die weissliche Centralmasse zum fruchttragenden Gewebe oder der Gleba, das übrige zur Peridie. Die beschriebene Structur und das Grössenverhältniss der einzelnen Regionen bleiben die gleichen bis der Körper stark erbsengross ist. Noch grössere Exemplare zeigen die Gleba in höherem Maasse als die Peridie vergrössert, zwischen den dünnen Fäden ihres ursprünglichen Geflechtes beginnt die Entwickelung des sporenbildenden Gewebes, und bald macht die Gleba weitaus die Hauptmasse des Körpers aus, der allmählich bis zu Nussgrösse heranwachsen kann. Während somit der Umfang der Peridie gewaltig wächst, nimmt ihre absolute Dicke gleichzeitig noch zu, oder doch jedenfalls nicht ab. Die Structur der Innenschicht, insonderheit die Dicke ihrer Hyphen, bleiben hierbei unverändert; auch die Zellen der Corticalschichte werden nur etwa um die Hälfte grösser, als in dem beobachteten ersten Stadium, die Warzen vermehren sich derart, dass sie bei wenig veränderter Grösse die Oberfläche stets dicht bedecken, und zwar geschieht ihre Vermehrung dadurch, dass sich eine in zwei oder mehrere spaltet. Alle diese Daten zeigen, dass das Wachsthum hier bis in späte Entwickelungsstadien durch eine in allen Theilen gleichzeitig dauernde Neubildung von Zellen geschehen muss.

Tulasne's Darstellungen stimmen mit dem eben Gesagten überein, bis auf die Angabe, dass die jungen Exemplare zuerst hohl sein sollen — eine Differenz, welche vielleicht in Verschiedenheiten der untersuchten Species ihren Grund hat.

Aehnlich wie bei Elaphomyces scheint sich, nach den wenigen Daten welche wir Tulasne verdanken, das Wachsthum von Tuber zu verhalten. Die Fruchtkörper entstehen, wie schon oben erwähnt wurde, im Innern eines Myceliumgeflechtes. Schon in sehr früher Jugend sind an ihnen die verschiedenen Regionen und Gewebe von einander gesondert; bei hanfsamengrossen Exemplaren von Tuber mesentericum zeigt die Oberfläche schon den Bau und die schwarze Farbe erwachsener Exemplare.

Eine vollständige Entwickelungsgeschichte dieser unterirdischen Gewächse wird wohl auf sich warten lassen, bis es gelungen ist, sie zu cultiviren.

Litteratur
der Gastromyceten und Tuberaceen.

Micheli, Nov. pl. gen. (Phallus. Clathrus.)

Vittadini, Monographia Tuberacearum. Mediol. 1831. (Mir nur nach den Citaten bei Tulasne bekannt.)

—— Descr. dei funghi mangerecci etc. Milan. 1835.

—— Monogr. Lycoperdineorum. (Memoire delle Ac. Torino, Tom. V, 1842.)

Berkeley, Annals and Mag. of Nat. Hist. 1839 u. Ann. sc. natur. 2e Série. Tom. XII. p. 160.

Schmitz, Ueber Cyathus. Linnaea Bd. XVI (1842).
Tulasne, De la fructification des Scleroderma comparée à celle des Lycoperdon et des Bovista. Ann. sc. nat. 2e Sér. Tom. XVII.
—— Sur les genres Polysaccum et Geaster. Ibid. Tom. XVIII (1842).
—— Rech. sur l'organis. des Nidulariées. Ibid. 3é Sér. Tom. I (1844).
—— Rech. sur l'organis. des Onygena. Ibid.
—— Description d'une nouvelle espèce de Secotium. Ibid. Tom. IV (1845).
—— in d. Exploration scientif. d'Algérie, p. 434, Tab. 23. (Entwickelung von Clathrus.) Ueber denselben Gegenstand s. Berkeley, Hookers Journ. of Bot. Vol. IV, p. 68.
v. Schlechtendal u. Müller, Mitremyces Junghuhnii, Bot. Ztg. 1844, 401.
Bonorden, Mycologische Beobachtungen. Bot. Zeitg. 1851, p. 18. (Phallus, Sphaerobolus.)
—— die Gattungen Lycoperdon u. Bovista. Ibid. 1857, p. 593.
Rossmann, Beitr. zur Entw. des Phallus impudicus. Ibid. 1853, p. 185.
Jul. Sachs, Morphologie des Crucibulum vulgare Tul. Ibid. 1855.
v. Schlechtendal, Phalloideen. Linnaea Bd. 31 (1862). Enthält reiche Litteraturangaben über diesen Gegenstand.
Hoffmann, Icon. analyt. Fungor. II, p. 38 (Hymenogaster).
de Bary, Beitr. zur Morphol. u. Physiol. d. Pilze, I (1864) (Phallus).
Haupt-Quellenwerke endlich sind:
Corda, Icon. fungorum Tom. II, V, VI und vor allen Tulasne, Fungi hypogaei. Paris 1851.

5. Pyrenomyceten.

Die Pyrenomyceten sind von ihren nächsten Verwandten (den Discomyceten und Tuberaceen) durch die Conceptacula oder Perithecia (Pyrenia nach Wallroth) ausgezeichnet, kleine, krugförmige oder rundliche und bei den meisten mit einer engen Oeffnung nach aussen mündende Behälter, deren einfacher Hohlraum die für die Ordnung characteristischen Fortpflanzungsorgane (Sporenschläuche) enthält. Diese bilden, oft mit accessorischen Organen, eine von der Wand entspringende Hymenialschichte und füllen sammt letzterer den Innenraum ziemlich vollständig aus, in Form einer weichen Masse, welche der Kern, Nucleus des Peritheciums genannt worden ist.

Bei einer Reihe von Formen (z. B. Sphaeriae simplices Fries, Pleospora, Capnodium etc.) sitzen die Perithecien frei auf dem fädigen, meist unscheinbaren Mycelium, einzeln oder gruppenweise, jedes stellt für sich allein einen besonderen Fruchtträger dar. In einer zweiten Reihe (Sphaeriae compositae, Xylaria, Cordyceps, Hypoxylon u. s. w.) sind die Perithecien zu mehreren bis sehr vielen der Oberfläche eines gemeinsamen Trägers aufgesetzt oder eingesenkt, so zwar dass ihre Mündungen ins Freie sehen.

Der gemeinsame Träger, Stroma genannt, hat in den meisten Fällen polsterförmige, in anderen aber auch die Gestalt einfacher oder verzweigter, stiel- und strauchförmiger Körper, Becher, u. s. f. Seine Structur und Entwickelung gleicht, wenn man von den Perithecien absieht, im Allgemeinen vollständig den gymnocarpen Fruchtträgern; das Spitzenwachsthum der stielförmigen Stromata von Xylaria ist schon 1843 (Linnaea Bd. 17) von Schmitz durch genaue Messungen nachgewiesen worden; für die übrigen fehlt es noch an

genauen Untersuchungen über die Art ihres Wachsens. Was die Structur betrifft, so ist die Mehrzahl der Stromata fest, wasserarm, ihre Zellmembranen derb und entweder in dem ganzen Stroma oder nur in der Corticalschichte verholzt. spröde und lebhaft, meist braun oder schwarz gefärbt, kohlig, carbonaceae. nach dem üblichen Terminus. Fleischige Stromata kommen nur wenigen Genera (z. B. Cordyceps) zu.

Das Perithecium ist mit einer Wand versehen, welche aus einer verschieden grossen Anzahl zur Oberfläche concentrischer, fest verbundener Zellenlagen besteht, entweder einem dichten Geflechte deutlich unterscheidbarer Hyphen, oder anscheinend ordnungslosem Pseudoparenchym. Die freie, nicht einem Stroma eingesenkte Perithecienwand lässt zwei Schichten unterscheiden, die jedoch allmählich ineinander überzugehen pflegen: eine äussere, aus derbwandigen Zellen, welche je näher der Oberfläche um so grösser sind, und eine innere, aus meist kleineren und stets überaus zarten, farblosen Zellen gebildete, welcher die Bestandtheile des Hymeniums unmittelbar aufsitzen. Von der freien Aussenfläche entspringen nicht selten abstehende Haare und, an der Basis der stromalosen Perithecien, Wurzelhaare.

An den Perithecien, welche einem Stroma eingesenkt sind, unterscheidet man meistens gleichfalls zwei von der Substanz des Stroma verschiedene eigene Wandschichten; die innere zartzellig, wie soeben beschrieben wurde, die äussere derb, verholzt, oft kohlig und, soweit Untersuchungen darüber vorliegen. meistens aus concentrisch verlaufenden Hyphen zusammengesetzt, deren einzelne Zellen sehr eng und zur Zeit der Reife oft schwer unterscheidbar sind (Xylaria, Hypoxylon, Ustulina). In einer anderen Reihe von Fällen (z. B. Claviceps, Dothidea im Sinne von Tulasne Carpol.) fehlt eine vom Stroma abgegrenzte Aussenwand, das Perithecium ist gleichsam eine in das Stroma eingegrabene Höhlung, welche ausgekleidet wird von der zartzelligen, hymeniumtragenden Schichte, und diese geht unmittelbar in das Gewebe des Stroma über.

An der Stelle, wo die Mündung liegt, ist die Perithecienwand meistens mehr oder minder nach aussen vorgetrieben, oft zu einer Papille oder selbst zu einem langen Halse ausgezogen, in anderen Fällen (z. B. Nectria) ist die Vortreibung kaum bemerkbar. Ein stets äusserst enger Canal geht an der bezeichneten Stelle von dem Innenraume zur Oberfläche und mündet an letzterer mit einer ebenfalls engen, unter der Lupe punktförmigen Oeffnung. Von der Wand des Canals entspringen allenthalben dicht gedrängte, sehr zarte und kurze Fädchen oder Haare, welche schräg aufwärts gerichtet sind und von allen Seiten her derart convergiren, dass ihre Enden einander in der Mittellinie des Canals bis zur Berührung genähert werden; der Canal ist also durch diese Auskleidung fast vollständig verstopft. An der Grenze zwischen Mündungscanal und Perithecienhöhlung wenden sich die Auskleidungshaare des ersteren mit ihren Enden immer mehr nach letzterer hin, die untersten ragen fast senkrecht in diese hinab. Diese Auskleidung des Canals kommt jedenfalls vielen Pyrenomyceten zu, z. B. Xylaria, Ustulina, Stictosphaeria Tul., Sphaeria typhina, Claviceps, Nectria; ob allen, darüber erlauben die vorliegenden Daten noch kein sicheres Urtheil. Ueberhaupt gründet sich die hier gegebene Darstellung der Peritheciumstructur auf eine nur geringe Zahl genauer Beobachtungen, und ob

sie eine allgemein gültige ist, kann erst durch eine grössere Ausdehnung eingehender anatomischer Untersuchungen entschieden werden.

Bestimmt von den beschriebenen verschieden ist das stets mündungslose Perithecium der Erysipheen. Seine hauptsächlichen Eigenthümlichkeiten werden im 5ten Capitel besprochen werden.

Aus Gründen, welche gleichfalls in dem eben genannten Capitel auseinandergesetzt werden sollen, hat die Frage nach der ersten Entstehung und Entwickelung der Perithecien ein besonderes Interesse. Die älteren Beobachtungen geben auf dieselbe keine weitere Antwort als etwa die, dass die Perithecien erst klein und geschlossen sind, und die Mündung später entsteht; und dass die freien, nicht ins Stroma eingesenkten Perithecien als allmählich wachsende Erhebungen auf ihrer Unterlage hervortreten. Alle eingehenderen Untersuchungen beziehen sich auf die Entwickelung der Reproduktionsorgane in ihrem Innern. Auch die Versuche, welche Sollmann in neuester Zeit zur Lösung bezeichneter Frage gemacht hat, ergaben im Grunde kein anderes Resultat als das angeführte.

Janowitsch und ich selber haben versucht der Beantwortung jener Frage näher zu kommen. Die dahin gehenden Untersuchungen haben wegen der Kleinheit der ganz jungen Perithecien und ihrer einzelnen Formelemente grosse Schwierigkeiten. Sie sind daher zur Zeit weder abgeschlossen noch ausgedehnt genug, und das folgende Resumé derselben kann nur als Andeutung für künftige Beobachter dienen.

Das keulenförmige Stroma von Xylaria polymorpha (Fig. 37) besteht in der Jugend aus einem weissen Marke, welches von einer festen, schwarzen Rindenschichte eingeschlossen wird. Jenes wird von einem lufthaltigen Geflechte farbloser Hyphen gebildet, die Rindenschichte des fruchttragenden Theiles aus einem kleinzelligen, pseudoparenchymatischen Gewebe. Letztere wird aussen überzogen von dem später zu beschreibenden conidientragenden, zuletzt zerfallenden Hymenium. Die ersten Anlagen der Perithecien (*A*, *p*) zeigen sich in Form kleiner, kugeliger Gewebeportionen, welche dicht unter der schwarzen Rinde in dem Marke liegen und sich von dem Gewebe dieses dadurch sofort unterscheiden, dass sie luftfrei, daher durchsichtig sind. Sie bestehen aus einem dichten Geflechte zarter Hyphen, welche weit geringere Dicke haben, als die des ursprünglich vorhandenen Markes, und daher als Neubildung in diesem entstanden sein müssen; nur in der Mitte der Kugel liegt ein kleiner, unregelmässiger Knäuel von weiteren Zellen. Die Kugeln vergrössern sich zunächst, unter gleichbleibender Gestalt, Structur und Lage, nach dem Marke hin. Dann erhebt sich von ihrer an die Rinde grenzenden Portion ein dichtes, breit- und abgestutzt kegelförmiges Büschel zarter, gerader Hyphen, welches sich gegen die Rinde hin streckt, diese erst wenig vortreibt und dann allmählich durchbohrt, so dass die Enden seiner Elemente über die Oberfläche vorragen (*n*). Die Peritheciumanlage hat somit die Gestalt eines Eies erhalten, dessen breiterer Theil im Marke liegt und die Anlage des Grundtheils des Peritheciums ist, während das schmale, in die Rinde eingekeilte Ende die Anlage des Halses und der Mündung des Peritheciums bildet. Schon früh entsteht in der Mittellinie des letzteren, in nicht genau ermittelter Weise, der von den convergirenden Härchen ausgekleidete Canal, während die Elemente in seiner Peripherie verholzen,

der Hals daher bald von einer schwarzen, mit der Rinde continuirlich zusammenhängenden Aussenwand umgeben ist (q). Der Process des Verholzens und

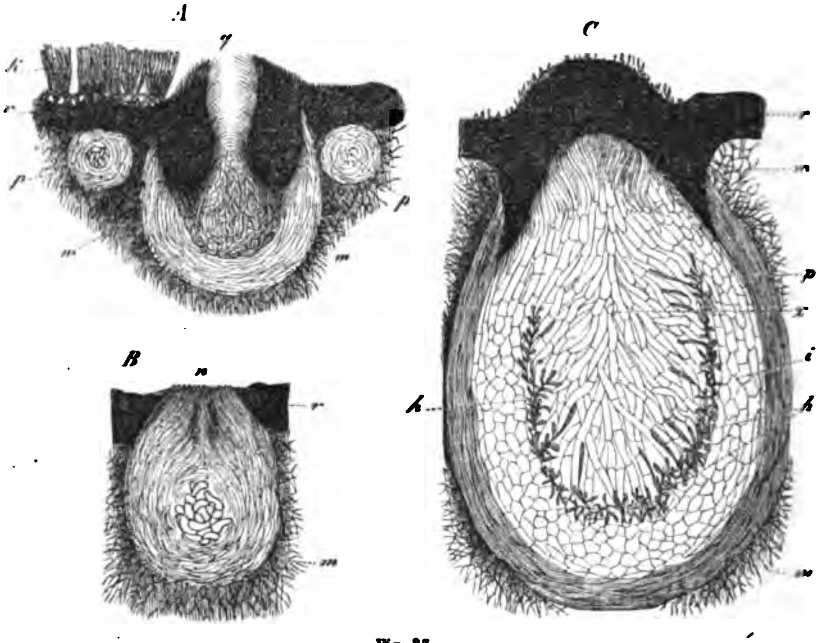


Fig. 37.

Schwarzwerdens schreitet gegen den Grund des Peritheciums sehr langsam fort und erreicht hier erst bei der Reife seine Vollendung. Mit der Anlegung des Halses dehnt sich der Grundtheil des Peritheciums weiter in das Mark hinein aus. Sein Umfang wird dabei stets von einer Schichte fest verflochtener, der Oberfläche parallel laufender, dünner Hyphen eingenommen: der später verholzenden und schwarz werdenden, äusseren Wandschicht. Diese umschliesst eine verworrene, kugelige und den ganzen Innenraum ausfüllende Fadenmasse, den Kern des Peritheciums, deren Hyphen zunächst sehr zart und dünn bleiben, nur in der Mitte einige schon erwähnte, weite Zellen umschliessen, und welche in Wasser stark aufquillt. Später (C) dehnen sich die Zellen des Kerns beträchtlich aus, ihr Protoplasmainhalt verschwindet, die Mitte des Kerns erscheint aus einem Geflecht gewundener, zartwandiger, hyaliner Hyphen mit gestreckt cylindrischen Zellen gebildet, sein Umfang aus etwa sechs Schichten isodiametrischer Zellen. Letztere bilden die innere Lage der Peritheciumwand,

Fig. 37. Xylaria polymorpha Fr. Querschnitte durch junge Stromata, mit mehr oder minder genau halbirten Perithecien, alle drei 90mal vergr. *r* Cortical-, *m* Medullarschicht des Stroma. *k* Conidienlager. *A*: *p* sehr junge Peritheciumanlage, mitten, *p'* ebensolche neben der Mittelebene durchschnitten. *q* ältere Peritheciumanlage. *B* Peritheciumanlage, deren Mündungstheil *n* die Corticalschicht durchbricht. *C* Fast erwachsenes Perithecium. Der Schnitt ging neben der Mündung (die wie bei *q* beschaffen ist) her, im Uebrigen genau durch die Mittelebene. *p* äussere (noch nicht verholzte), *i* innere Perithecienwand, *x* grosszelliges, hyalines Gewebe der Kernmitte, *h* Anfänge des Hymeniums.

und aus ihnen sprossen zuletzt die Bestandtheile des Hymeniums hervor, die hyalinen Hyphen der Mitte mehr und mehr verdrängend (Fig. 37 *C*, 38). Das Gewebe des Kerns behält jederzeit eine hohe Quellbarkeit in Wasser. Die gleiche Entwickelung der Perithecien findet, soweit meine Untersuchungen reichen, bei Xylaria Hypoxylon und Ustulina vulgaris Tul. statt.

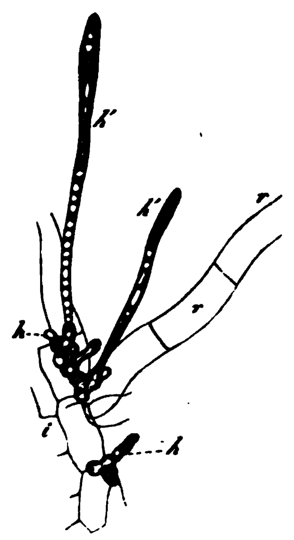


Fig. 38.

Die Perithecien von Nectria cinnabarina entstehen als gewölbte Hervorragungen auf der Oberfläche des Stromas; ihre Mitte wird in den frühesten untersuchten Stadien von einem Knäuel unregelmässiger, farbloser, hyaliner Zellen eingenommen, ihr Umfang von einigen Lagen pseudoparenchymatischer Zellen, deren Wände die rothe Farbe der Zellmembranen des Stroma besitzen. Die Hervorragungen vergrössern sich und zeigen in dem nächsten genauer untersuchten Stadium die rothen Zellen ihrer Oberfläche vergrössert und vermehrt, miteinander die Aussenwand des Peritheciums bildend, welcher innen die zartzellige Innenwand anliegt. Der von letzterer umschlossene Raum wird erfüllt von einem lockeren Geflechte dichotom oder büschelig verzweigter Fäden, die von allen Regionen der Innenwand entspringen, und wie Kugelradien convergirend, einander durchkreuzend und ihre Zweige verschränkend bis zu der ihrer Ursprungsstelle gegenüberstehenden Seite der Wand reichen. Die Lücken des Geflechtes werden von wasserheller Gallerte erfüllt. Im Scheitel des Peritheciums wächst von der Innenwand aus ein dichtes, kurzes Fadenbüschel nach aussen, um, wie bei Xylaria, die Aussenwand durchbohrend den kurzen Mündungscanal zu bilden. Zuletzt sprossen auch hier die Sporenschläuche aus den Zellen der Innenwand hervor und verdrängen die den Raum anfangs allein ausfüllenden Fäden.

Während in diesen Fällen die Perithecien ganz oder theilweise aus einer im Innern des Stromas stattfindenden Neubildung hervorgehen und ihr Nucleus von Anfang an aus einem gelatinösen, später mehr oder minder verschwindenden Fadengeflechte zusammengesetzt ist, erheben sich bei Sphaeria typhina P. die Perithecien als Prominenzen auf der Oberfläche des Stroma und sind von Anfang an mit dem offenen Mündungscanal versehen. Die anfangs enge Höhlung, in welche dieser nach unten endigt, erweitert sich mit dem Wachsthum des Peritheciums, und in sie sprossen von der Wand aus die Hymenialelemente. Nach einigen freilich lückenhaften Beobachtungen scheint den Perithecien von Claviceps der gleiche Entwickelungsgang eigen zu sein.

Eine vollständige Entwickelungsgeschichte von Perithecien, die nicht von einem Stroma getragen werden, liegt zur Zeit nicht vor, wenn man von Erysiphe, welche weiter unten besprochen werden soll, absieht.

Fig. 38. Xylaria polymorpha Fr. Kleines Stück des in Fig. 37 *C* abgebildeten Schnittes, 390mal vergr. *i* Innere Perithecienwand, *r* hyaline Zellen der Kernmitte. *h* Anfänge der Hymeniumbestandtheile aus den Zellen der Innenwand hervorsprossend. *h'* halberwachsene Asci.

Viele Pyrenomyceten haben ausser den durch die Sporenschläuche, welche sie erzeugen, ausgezeichneten Perithecien noch andere Conceptakeln, welche je nach den in ihnen entwickelten Fortpflanzungsorganen als Pycniden und Spermogonien bezeichnet werden. Ueber die Entwickelung dieser Behälter ist noch nichts Genaueres bekannt. Ihre Wand zeigt im ausgebildeten Zustande wesentlich den gleichen Bau wie die der Perithecien; sie ist in einer Reihe von Fällen mit vielfach gewundenen Faltungen versehen, die Höhlung, welche sie umschliesst, daher entsprechend ausgebuchtet.

Durch die bis jetzt unbekannte Entwickelungsgeschichte wird entschieden werden müssen, ob die Fruchtkörper der Hysterineen hier oder bei den gymnocarpen aufzuführen sind.

Litteratur.

Tulasne, Selecta fungorum Carpologia. Tom. II.

Corda, Icones fung. Tom. II—V (einzelne Analysen von Perithecien u. Stromata).

Schmitz, Ueber d. Wachsth. der Sphaeria carpophila Pers. Linnaea Bd. 17 (1843), p. 456.

Bail, Mycolog. Studien. Nov. Act. Acad. Nat. Curios. Vol. 29 (1861). Misslungene Darstellung von Sphaer. typhina.

Sollmann, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Sphaeriaceen. Bot. Ztg. 1863, p. 193 u. 1864, Nr. 36, 37.

de Bary, Ueber die Entwickelung von Sphaeria typhina P. Flora 1863, p. 401.

A. Janowitsch, Ueber d. Entw. v. Nectria. Bot. Ztg. 1865, p. 149.

Zweite Abtheilung.

Fortpflanzungsorgane.

Man kennt gegenwärtig bei den Pilzen geschlechtslose und geschlechtliche Fortpflanzungsprocesse und bei einigen Copulationserscheinungen, welche sich den letzteren anschliessen.

Die Organe der Fortpflanzung sind in beiden Fällen einfache Zellen. Die der geschlechtlichen Zeugung dienenden sind zweckmässiger Weise mit den von Pringsheim (Jahrb. f. wiss. Bot. I) vorgeschlagenen Namen Oogonium, Oospore, Antheridium u. s. w. zu bezeichnen; sie werden weiter unten ihre ausführlichere Besprechung finden. Wie bei den übrigen Gewächsen kommt auch, soweit bekannt, bei den Pilzen jeder Species nur eine Form der geschlechtlichen Zeugung zu.

Für die geschlechtslosen Fortpflanzungszellen lässt sich zur Zeit eine auf sämmtliche Pilze gleichmässig anwendbare Terminologie kaum mit Sicherheit

begründen. Die neueren Forschungen haben gezeigt, dass in der grossen Mehrzahl der Fälle einer und derselben Pilzspecies mehrere Arten ungeschlechtlicher Fortpflanzungsorgane eigen sind. Für eine Anzahl von Familien und Gattungen sind alle diese Organe und die Stellung, welche sie in dem Entwickelungsgange der Species einnehmen, hinreichend genau bekannt, um eine klare und einfache Bezeichnungsweise leicht durchführbar zu machen; für eine sehr grosse Zahl von Pilzen sind dagegen die Kenntnisse noch überaus lückenhaft, man weiss nicht in wie weit ihre verschiedenen Fortpflanzungsorgane denen der genau erforschten Gruppen entsprechen. Es kann sich daher zur Zeit nur um Feststellung einer provisorischen Terminologie handeln, und diese wird am sichersten stehen und am brauchbarsten sein, wenn sie sich theils an die für die nächstverwandten Thallophyten, die Algen, festgestellte, theils an den von Alters her überkommenen Sprachgebrauch anlehnt.

Von diesem Grundsatze ausgehend nenne ich im Folgenden jede einzelne geschlechtslose Fortpflanzungszelle, welche unter normalen Bedingungen in einen oder mehrere Pilzfäden auswächst, Spore. Die Verschiedenheiten der Sporen nach Entstehung, Function, Bau u. s. w. können dabei theils durch Compositionen wie Schwärmspore, Stylospore, Ectospore u. s. f., theils für besondere Fälle durch besondere Worte ausgedrückt werden, wie Conidium, Sporidium.

Die Zellen, von welchen die Sporen erzeugt werden, sind als Sporenmutterzellen, Sporangien und für besondere Fälle wiederum mit besonderen Namen, wie Ascus, Basidium u. s. w. zu bezeichnen.

Eine eingehendere Besprechung der verschiedenen Bezeichnungsweisen wird erst nach Betrachtung der Fortpflanzungsprocesse selbst am Platze sein.

Capitel 4.

Geschlechtslose Fortpflanzung.

I. Entwickelung der Sporenmutterzellen und Sporen.

Die Entstehung der Pilzsporen findet in dreierlei verschiedenen Formen statt, nämlich durch freie Zellbildung, durch Abschnürung, und durch eine der vegetativen gleiche oder ähnliche Zelltheilung oder wandständige Zellenbildung. Die Sporenmutterzellen werden herkömmlicher Weise für den ersten Fall mit den Namen Asci, Thecae, Sporenschläuche, für den zweiten als Basidien, für den dritten einfach als Sporenmutterzellen, Sporangia bezeichnet; daher die Benennungen Ascomyceten, thecaspore, basidiospore Pilze.

1. Sporenbildung in Ascis.

Fast alle Ascomyceten (Tuberaceen, Disco-Pyrenomyceten) sind mit einem zusammengesetzten Fruchtträger versehen, ihre Sporenschläuche in Mehrzahl (5—10 bei kleineren Pyrenomyceten), oder meist in grosser Menge zu Hymenien

vereinigt. Die Schläuche sitzen in diesen den Hyphen des sie tragenden Gewebes als Astzellen oder Endzellen von Aesten auf, einzeln (Tuberaceen) oder in Büscheln. Ihre Entstehung ist von der vegetativer Astzellen nicht wesentlich verschieden. Mit den Ascis entspringen von den hymeniumtragenden Hyphen in sehr vielen Fällen ein- oder mehrzellige, meistens, doch nicht immer, unverzweigte Haare, Paraphysen genannt, welche sich in gleicher Richtung wie die Asci auf die Hymenialfläche ordnen und meist in grosser Zahl zwischen jene eingeschoben sind. Zumal bei den typischen Discomyceten dürften diese Organe wohl kaum je fehlen. Sie treten hier in vielen Fällen (Peziza, Helvella) oder vielleicht immer früher auf als die Asci; letztere drängen sich erst nachträglich zwischen sie ein oder wachsen über sie hervor, so dass es zuletzt den Anschein hat, als sei das Hymenium aus Ascis allein, ohne Paraphysen gebildet (Morchella esculenta). Bei den Pyrenomyceten werden die Paraphysen häufig zwischen den Ascis gefunden; sie entstehen hier, wie die Darstellungen zeigen, mit den Ascis gleichzeitig und von denselben subhymenialen Trägern aus. Auf der anderen Seite fehlen sie aber bei vielen Arten und Gattungen ganz oder beinahe vollständig (z. B. Stictosphaeria Tul., Dothidea ribesia und andere Species, Polystigma; vgl. Tul. Carpol., auch bei Hysterium decipiens Dub., Hoffm. Icon. anal.) und es ist noch zu entscheiden, ob nicht bei den Pyrenomyceten zweierlei Dinge bisher als Paraphysen beschrieben worden sind, nämlich einerseits die Ueberbleibsel des transitorischen Gewebes, aus welchem der Kern vieler Perithecien (s. Seite 99, Fig. 38) in der Jugend allein besteht, und andererseits ächte Paraphysen, welche mit den Ascis aus der Innenwand des Peritheciums hervorsprossen.

Von Pilzen einfacheren Baues mit Sporenschläuchen ist Exoascus pruni zu nennen, bei dem, wie oben schon erwähnt wurde, jede Zelle des einschichtigen Fruchtlagers einen Ascus erzeugt und trägt, ohne Paraphysen; ferner die im 5ten Capitel genauer zu besprechenden Erysipheen; endlich Protomyces macrosporus, ein in Umbelliferen lebender Hyphomycet, bei welchem einzelne interstitielle Gliederzellen der Hyphen anschwellen und sich zu Ascis ausbilden.

Die Gestalt der Asci ist in den meisten Fällen schmal-keulenförmig, seltener breit-oval, oder gestielt-kugelig (Tuberaceen, Elaphomyces, Erysiphe, u. a.).

Abgesehen von den unten besonders zu besprechenden Eigenthümlichkeiten des Protomyces macrosporus entsteht der Ascus auf seinem Träger als eine zarte Zelle von der Form, welche ihm bei der Reife zukommt, wächst sofort, und oft schnell zu seiner definitiven Grösse heran, worauf wiederum unverzüglich die Sporenbildung beginnt (vgl. Fig. 39, 40).

Ueber die speciellen Vorgänge, welche während und vor der letzteren stattfinden, kennt man zur Zeit Folgendes.

1. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Ascomyceten werden in jedem Schlauche 8 Sporen simultan gebildet. Verfolgt man den Entwickelungsprocess genauer, so ist zunächst bei einer Anzahl von Pezizen (P. confluens P. [Fig. 39], P. pitya P.) der jugendliche Ascus mit feinkörnigem, einzelne Vacuolen umschliessendem Protoplasma erfüllt, in dessen Mitte, sobald der Schlauch etwa ein Drittel seiner definitiven Länge erreicht hat, ein Zellkern deutlich wird, in Form eines hellen, kugeligen Körpers, in welchem ein centraler, kleiner, stark licht-

brechender, runder Nucleolus liegt. Mit dem ferneren Wachsthum des Schlauches rückt das Protoplasma in das obere Ende desselben ein; in dem unteren, bis Dreiviertel der ganzen Länge betragenden Theile des Schlauches bleibt nur mehr wässerige Flüssigkeit und ein dünner, die Wand überziehender Protoplasmabeleg oder Primordialschlauch. Hat der Ascus sein Längenwachsthum vollendet, so wird der Anfang der Sporenbildung dadurch angezeigt, dass an der Stelle des ursprünglichen Zellkerns zwei kleinere auftreten. In einem ferneren Stadium findet man 4, dann 8 Kerne, immer von der gleichen Structur, aber um so

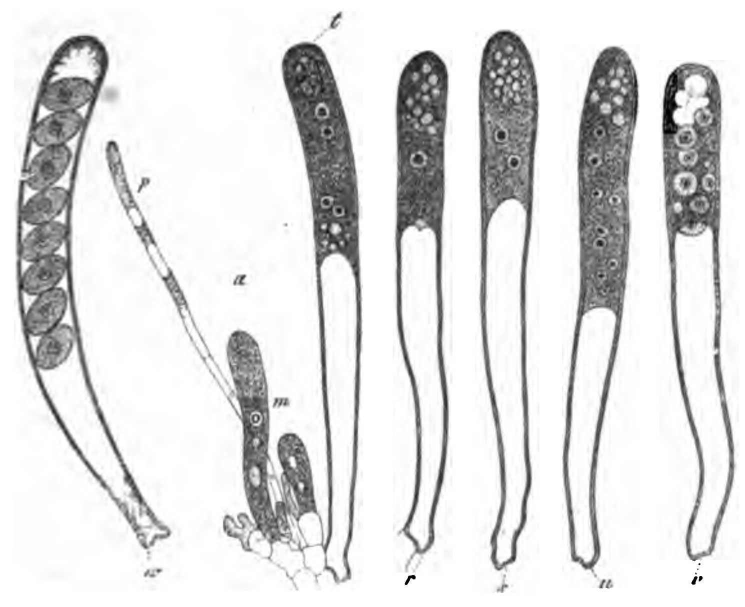


Fig. 39.

kleiner je höher ihre Zahl ist. Die 8 Kerne letzter Ordnung gruppiren sich in ziemlich gleiche Entfernung von einander; endlich ist jeder derselben von einer runden Protoplasmaportion umgeben, welche von dem übrigen durch grössere Durchsichtigkeit ausgezeichnet und durch eine sehr zarte Linie abgegrenzt ist. Diese Protoplasmaportionen sind die Anfänge der Sporen, sie entstehen alle gleichzeitig, erhalten bald feste Membranen und wachsen im Innern des Ascus etwa aufs Doppelte ihrer ursprünglichen Grösse heran. Das Protoplasma, welches sie zuerst umgibt, verschwindet während ihres Heranwachsens bei Pez. pitya rasch; es wird hier immer gleich dem in den Sporen enthaltenen durch Jod gelb gefärbt. Bei P. confluens zeigt das Protoplasma des Ascus vor der Sporenbildung die gleiche Jodreaction, und das nämliche gilt jederzeit von dem in den Sporen.

Dagegen nimmt nach Entstehung letzterer das Protoplasma die Eigenschaften einer Substanz an, für welche ich den Namen Epiplasma vorgeschlagen

Fig. 39. Peziza confluens P. *a* Kleines Fragment des Hymeniums, *p* Paraphyse, mit drei Ascis von dem subhymenialen Gewebe entspringend. *r*—*w* erwachsene Asci, Entwickelungsfolge nach den Buchstaben; in *r*—*u* Vermehrung der Zellkerne, in *v* Sporen angelegt, in *w* Sporen reif. *m* junge Asci. Vergr. 390.

habe und welche sich von dem gewöhnlichen Protoplasma durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen, eigenthümlich homogen-glänzendes Aussehen und besonders durch die rothbraune oder violettbraune Farbe auszeichnet, welche sie bei Einwirkung selbst sehr verdünnter Jodlösung annimmt.

Bei einer Anzahl anderer mit grossen Ascis versehener Arten [Peziza convexula, Acetabulum[1]), melaena, Helvella esculenta, elastica, Morchella esculenta] tritt schon vor der Sporenbildung eine Sonderung des zuerst gleichförmigen Schlauchinhalts in Protoplasma und Epiplasma ein. Jenes sammelt sich zu einer in der Mitte des Schlauches liegenden Querzone (Pez. convexula) oder, in den meisten Fällen, zu einer das obere Drittel oder Viertel des Ascus füllenden Masse an; der übrige, zumal der untere Raum enthält nur Epiplasma, welches meist von zahlreichen Vacuolen verschiedener Grösse und Anordnung durchbrochen ist. Manchmal (Morchella, Pez. Acetabulum) wird auch das oberste Ende des Ascus, über dem Protoplasma, von einer Epiplasmaschichte eingenommen, jenes füllt gleichsam eine scharf umschriebene Höhlung in der Epiplasmamasse aus. Der Zellkern liegt immer in dem Protoplasma, central oder etwas excentrisch, die Sporenbildung findet gleichfalls in diesem Theile statt, und zwar jedenfalls im Wesentlichen auf die oben beschriebene Weise. Nur sind bei den genannten Arten meist bloss der primäre und dann die 8 Kerne vierter Ordnung, um welche die Sporenbildung unmittelbar erfolgt, gefunden worden, es ist ungewiss, ob die Bildung transitorischer secundärer und tertiärer Kerne übersprungen wird oder nur der Beobachtung entgangen ist.

Zahlreiche vereinzelte Beobachtungen haben zunächst für eine ziemliche Anzahl von Discomyceten mit 8 simultan entwickelten Sporen in einem Ascus das Vorhandensein des primären Zellkerns vor der Sporenbildung, das Auftreten der jungen Sporen in der oben beschriebenen Weise, und je nach den Arten das Stattfinden oder Unterbleiben einer Sonderung von Epiplasma und Protoplasma nachgewiesen. Es ist daher nicht zu bezweifeln, dass der oben beschriebene Entwickelungsgang bei der genannten Ordnung (Peziza, Phacidium, Ascobolus, Leotia, Geoglossum) eine sehr allgemeine Verbreitung hat. Seine genaue Verfolgung wird häufig auch bei grossen Ascis (Leotia lubrica, Geoglossum hirsutum, Helvella u. s. w.) dadurch erschwert, dass zahlreiche grosse Oeltropfen in dem Protoplasma des jungen Schlauches und der Sporen suspendirt sind und dasselbe undurchsichtig machen. In anderen sehr zahlreichen Fällen lässt die Kleinheit der Asci und Sporen eine genaue Verfolgung des Vorganges nicht oder nur schwer zu; doch findet man auch hier bei einiger Aufmerksamkeit leicht den primären Kern, das simultane Erscheinen der 8 Sporen als zartumschriebene Protoplasmaportionen, und manchmal (Pez. Sclerotiorum, Fuckeliana) in jeder derselben einen Zellkern. Der primäre Kern erscheint bei den kleinen Ascis (z. B. Pez. tuberosa, Sclerotiorum, calycina, Phacidium Pinastri, in der Form, welche oben für den Nucleolus beschrieben wurde, d. h. als ein stark lichtbrechender, rundlicher, homogener oder in der Mitte hellerer und gleichsam ausgehöhlter Körper; der helle, durchscheinende, kugelige Raum in seinem Umkreise ist nicht oder nicht immer (Pez. Fuckeliana) zu beobachten.

---

1) Die in meiner Schrift über die Ascomyceten als Pez. sulcata? bezeichnete Form gehört zu P. Acetabulum.

In den Schläuchen der Pyrenomyceten mit 8 simultan entstehenden Sporen ist die Beobachtung der Sporenbildung weit schwieriger, als bei den Discomyceten, theils wegen der Kleinheit und Zartheit der Organe, theils wegen der in dem Protoplasma meist zahlreich vorhandenen Fetttröpfchen. Doch zeigt aufmerksame Beobachtung, dass die ganz jungen Sporen hier in derselben Weise auftreten, wie oben beschrieben wurde, nur dass ich einen Zellkern in denselben nie wahrnehmen konnte. Die gegentheiligen Angaben, welche in dieser Beziehung neuerdings von Sollmann gemacht worden sind, beruhen unzweifelhaft auf einem Uebersehen der ersten, zarten Anlagen der Sporen und einer Verwechselung von Fetttröpfchen mit Zellkernen. Der primäre Kern ist dagegen vor der Sporenbildung in vielen Fällen deutlich vorhanden. Er hat die Beschaffenheit, welche soeben für Pez. calycina und tuberosa beschrieben worden ist, und liegt stets an der gleichen Stelle, etwas über der Mitte des Ascus. Ausser bei Xylaria polymorpha, wo ich ihn schon früher fand, wurde er von Janowitsch und mir gesehen bei Nectria, Sphaeria obducens, Cucurbitaria Laburni, Pleospora herbarum, Sordaria fimiseda deNot u. a. Der Inhalt der Pyrenomycetenschläuche zeigt in den meisten untersuchten Fällen nur die gelbe Jodfärbung des Protoplasma; bei Sphaeria obducens tritt jedoch mit oder schon vor der Sporenbildung, bei Pleospora herbarum, Sordaria fimiseda, Sphaeria Scirpi jedenfalls nachher, exquisite Epiplasmareaction ein. Alle diese Thatsachen lassen kaum einen Zweifel daran, dass die Entwickelung der 8sporigen Asci bei den Pyrenomyceten mit den Discomyceten im Wesentlichen übereinstimmt und dass fernere Beobachtungen hierfür den directen Nachweis liefern werden.

Die 8sporigen Schläuche von Erysiphe Cichoracearum zeigen in der Jugend einen grossen Zellkern; in einem späteren Stadium ist dieser verschwunden; die simultan auftretenden Sporen haben sehr deutliche centrale Kerne und sind einer glänzenden Epiplasmamasse eingebettet.

Bei dem ebenfalls hier anzuführenden Exoascus Pruni fand ich zu keiner Zeit weder in den Schläuchen noch den Sporen Zellkerne; im Uebrigen schliesst sich seine Sporenentwickelung vollkommen den epiplasmafreien Discomyceten an.

Die Zahl der in den typisch 8sporigen Schläuchen angelegten Sporen ist höchst beständig, Ueberschreitungen derselben, wie z. B. 9 Sporen in Cryptospora Tul., Exoascus, und 13 normal entwickelte in einem einzelnen Schlauche von Peziza melaena verhältnissmässig selten. Häufiger kommt, wenigstens bei Pyrenomyceten, der Fall vor, dass von den 8 angelegten Sporen einzelne unentwickelt bleiben; die Fälle, in welchen man weniger als 8 Sporen bei typisch 8sporigen Arten findet, mögen wohl meistens hierin ihren Grund haben. Der Abort einzelner Sporen gehört übrigens fast immer zu den sogenannten zufälligen Erscheinungen.

2. Eine Anzahl Erysiphe-Arten, Pyrenomyceten, Hysterineen, enthalten in ihren Ascis typisch zwei (Erysiphe guttata), vier (Erysiphe, Aglaospora profusa), sechzehn (Ascobolus sexdecimsporus Crouan, Ann. sc. nat. 1858, Hypocrea rufa P., gelatinosa Tode, citrina Tode, lenta Tode u. a. nach Currey, Linn. Transactions, Vol. 22) Sporen, oder eine Anzahl, welche weit höher als 8 und nicht scharf bestimmt ist, 40, 50 und mehr (z. B. Diatrype quercina, verrucaeformis, Calosphaeria verrucosa Tul., Tympanis conspersa Fr., saligna

Tode u. a.). Andere zeigen häufige Schwankungen zwischen 2 und 4 (Dothidea Sambuci Fr.), 4 und 6 (Erysiphe) u. s. w. Die Sporen erscheinen bei den hier in Rede stehenden Formen, soviel bekannt ist, simultan und in der nämlichen Weise wie bei den typisch 8sporigen. (Vgl. Sollmann, Bot. Zeitung 1862, Taf. XII, Fig. 3—5), die nächsten Gattungsverwandten jener sind häufig (Erysiphe, Diatrype, Aglaospora, Calosphaeria) mit 8sporigen Asci versehen und bei Valsa ambiens, salicina, nivea kommen Perithecien mit nur 4sporigen, andere mit nur 8sporigen und solche mit beiderlei Arten von Ascis vor. Es darf nach diesen Daten wohl angenommen werden, dass die Sporenanlage in den erwähnten Fällen ebenso wie es oben beschrieben wurde geschieht. Zu untersuchen wäre, ob etwa in gewissen Fällen eine geringere Zahl als 8 durch typisches Abortiren einer Anzahl der Anlage nach vorhandener Sporen zu Stande kommt.

3. Die Sporenbildung in den Ascis von Tuber und Elaphomyces, denen sich die Mehrzahl der Tuberaceen anschliessen werden, ist von der beschriebenen dadurch verschieden, dass die Sporen in jedem Ascus ungleichzeitig und bei jeder Species in unbeständiger Zahl gebildet werden, und dass Zellkerne bei derselben nicht beobachtet worden sind. Nach einer langen Reihe von Untersuchungen von Turpin, Corda, Tulasne, Schacht, Kützing, Hofmeister und mir sind die Asci von Tuber in frühester Jugend von körnigem Protoplasma gleichmässig erfüllt; ältere, halberwachsene enthalten eine dichte, glänzende Substanz, in welcher zahlreiche, schwach lichtbrechende, blasige Hohlräume eingeschlossen sind; Jod färbt diesen Inhalt braungelb. Erwachsene Schläuche (Fig. 40) enthalten einen dicken Wandbeleg aus homogenem, stark lichtbrechendem und durch Jod braunroth werdendem Epiplasma, in welchem sich oft kleine Vacuolen befinden, und einen von diesem umschlossenen, excentrischen, meist genau kugeligen Hohlraum, der von schwach lichtbrechendem, feinkörnigem, durch Jod gelb werdendem Protoplasma angefüllt ist. Der Protoplasmaraum ist zuletzt sehr scharf umschrieben, die ihn umgebende innerste

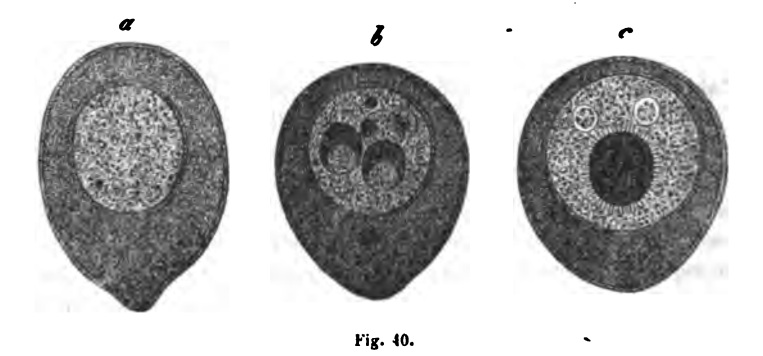


Fig. 40.

Schichte des Epiplasma offenbar dichter als dessen übrige Masse, manchmal doppelt contourirt, was Kützing und Schacht zu der irrigen Meinung veranlasste,

Fig. 40. Tuber brumale Vitt. Erwachsene Asci, freigelegt, 890fach vergr.
a Protoplasmaraum von dem Epiplasma gesondert.
b In ersterem 6 oder 7 junge, ungleiche Sporen.
c Eine halbreife und 2 ganz jugendliche Sporen angelegt.

der Protoplasmaraum sei eine von besonderer Membran umgebene in den Ascus eingeschachtelte Tochterzelle. Die Sporenbildung erfolgt in dem Protoplasmaraume; als erste Andeutung derselben sieht man in letzterem eine bis drei $^1/_{300}$ Mm. bis $^1/_{150}$ Mm. grosse runde Zellchen auftreten, welche überaus zart umschrieben und von dem umgebenden Protoplasma durch etwas geringere Durchsichtigkeit ausgezeichnet sind. Die junge Spore nimmt nun zunächst an Grösse beträchtlich zu, erhält schärferen Umriss und allmählich derbe Membran. Während der Ausbildung der erstentstandenen treten häufig Anfänge neuer Sporen auf; bei den Arten mit typisch vier- bis sechssporigen reifen Schläuchen, z. B. Tuber brumale, finden sich nicht selten die jüngsten Anfänge der Sporen neben schon beträchtlich vergrösserten in einem Ascus, und niemals sind alle Sporen eines mehrsporigen Schlauches auf gleicher jugendlicher Entwickelungsstufe; erst gegen die Reife hin werden die früher entstandenen von den jüngeren eingeholt.

Aus diesen Erscheinungen erklärt sich, warum die Zahl der in einem Schlauche enthaltenen Sporen bei allen Trüffelarten grossen Schwankungen unterworfen ist, bei T. brumale, aestivum, melanospermum z. B. in der Regel 4 bis 6, daneben aber auch oft nur 1 bis 3 gefunden werden. Allerdings scheint hierzu noch der fernere Umstand beizutragen, dass von den angelegten Sporen oft eine oder mehrere unausgebildet zu Grunde gehen.

Hie und da kommen zwischen den beschriebenen, als normal zu bezeichnenden Ascis solche vor, welche statt eines grossen, kugeligen Protoplasmaraumes mehrere kleinere enthalten. Die Anlagen der Sporen sind alsdann in diese vertheilt, sonst die Erscheinungen die gleichen wie bei den normal gestalteten.

Die Asci von Elaphomyces granulatus enthalten vor der Anlegung der Sporen sehr durchsichtiges, manchmal ganz wasserhelles, durch Jod gelb werdendes Protoplasma, welches um eine oder wenige grosse Vacuolen eine dünne wandständige Schichte bildet. Epiplasma ist zu keiner Zeit vorhanden. In der Protoplasmaschichte treten die Anfänge der 1 bis 8 (in der Regel 6) Sporen auf, welche dem reifen Ascus zukommen, in Form höchst zarter, eine grosse Vacuole umschliessender Bläschen, successive wie bei Tuber und erst bei der weiteren Ausbildung einander einholend. —

In den meisten Ascis, zumal der Discomyceten, nimmt das Protoplasma und Epiplasma, welches die neuentstandenen Sporen ursprünglich umgibt, in dem Maasse ab, als letztere sich ausbilden. An die Stelle beider Substanzen tritt wässerige Flüssigkeit, und diese erfüllt zuletzt den Raum des Ascus fast ausschliesslich, die reifen Sporen sind in ihr entweder regellos oder in eine bis zwei Reihen geordnet, suspendirt, bei länger gestreckten Ascis meistens in dem oberen Theile (Fig. 39, *w*). Von den protoplasmatischen Substanzen bleibt in dem reifen Ascus nur — aber auch ausnahmlos — der dünne, die Membran auskleidende körnige Wandbeleg zurück, welcher oben als Primordialschlauch bezeichnet wurde. Es kann im Allgemeinen wohl keinem Zweifel unterliegen, dass das Verschwinden des Protoplasma und Epiplasma zu Gunsten der heranwachsenden Sporen geschieht. Ob beide Substanzen das Material zur Ernährung letzterer liefern oder ob das Epiplasma hierzu vielleicht nichts beiträgt, muss nach den vorliegenden Beobachtungen dahingestellt bleiben. Für die

naheliegende und durch Kützing für Tuber geäusserte Vermuthung, dass die protoplasmatischen Substanzen zur Bildung der Sporenmembranen dadurch beitragen, dass sie sich auf den jungen Sporen gleichsam niederschlagen und erhärten, liegt gegenwärtig kein Grund vor; doch dürfte die Sache, zumal bei Ascobolus, noch genauer zu untersuchen sein.

Bei Ascobolus Kerverni fanden die Brüder Crouan (Ann. sc. nat. 4e Sér. X (1858) p. 194; vgl. auch Coemans, Spicil. mycol. I, p. 14) die 8 Sporen zur Zeit der Reife miteinander in einen hyalinen, frei in der Flüssigkeit des Ascus schwebenden Sack eingeschlossen. Welcher Natur und Herkunft dieser ist, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Wie oben schon angedeutet wurde bleibt bei Erysiphe der ganze Ascus zu allen Zeiten von Protoplasma (oder Epiplasma) erfüllt und die Sporen diesem eingebettet. Desgleichen bleibt auch bei vielen Sphaeriaceen (ob vielleicht bei allen ist näher zu prüfen), z. B. Sphaeria Scirpi, Pleospora herbarum, Cucurbitaria Laburni, Sordaria fimiseda, auch in dem reifen Ascus eine reichliche, vacuolenhaltige Epi- oder Protoplasmamenge um die Sporen zurück.

Die Membran des Ascus tritt zur Zeit der Reife am deutlichsten hervor; sie wird darum erst hier besprochen. Sie ist in allen Fällen eine farblose durchsichtige Haut von zäher und dehnbarer oder, zumal bei vielen Pyrenomyceten, gallertartig weicher Beschaffenheit, in letzterem Falle im Wasser mehr oder minder aufquellend. Gegen Reagentien zeigt sie meistens das Verhalten gewöhnlicher Pilzcellulose oder Gallertmembranen. Es ist jedoch gegenwärtig eine ganze Reihe von Fällen bekannt, in welchen die Ascusmembran, ähnlich der der meisten Lichenen, durch wässerige Jodlösung ganz oder theilweise blau gefärbt wird. Zuerst wurde dies von Nylander (Ann. sc. nat. Ser. 4 Tom. 3. 1855 und Syn. Lichen. p. 3) bei Sphaeria Desmazierii Berk. und Xylaria pedunculata Dicks gefunden, für letztere nachher durch Tulasne bestätigt. Die Bläuung tritt hier in dem gallertig verdickten oberen Ende des Ascus ein. Sodann ist hier wohl Currey's Amylocarpus zu nennen (vgl. Ann. sc. nat. Ser. 4, X, 1858), bei welchem fast alle Zellmembranen durch Jod blau werden. Bei Peziza vesiculosa (H. Hoffmann Bot. Ztg. 1856), tuberosa, Sclerotiorum, Fuckeliana tritt besagte Jodfärbung an dem verdickten oberen Ende ein, bei P. convexula, cupularis färbt sich die ganze Membran sowohl erwachsener als sehr junger Schläuche, die Spitze ersterer am intensivsten. Nahe verwandte Arten, z. B. Pez. confluens (auch P. pitya, melaena, coccinea, calycina u. s. w.) zeigen keine Bläuung. Nach Coemans werden die Asci von Ascobolus immersus P., glaber P., carneus P., Pelletieri Cr., cinereus Cr. durch Jod blau. Bei Asc. furfuraceus, den ich näher untersucht habe, kann ich dieses für die Membran der jungen Asci bestätigen. Bei völlig erwachsenen wird die Membran nicht blau; dagegen tritt auf Jodzusatz sofort schön blauviolette Färbung ein in der die Sporen umgebenden Flüssigkeit oder an zahlreichen Körnern oder Klümpchen, welche in dem die jungen Sporen umgebenden Protoplasma suspendirt sind, und an der Membran der letzteren selbst, sobald sie der Reife nahe stehen.

Was die Structur der Membran anlangt, so ist diese in vielen Fällen durchaus einfach, ungeschichtet, mehr oder minder dick, je nach Grösse und Specieseigenthümlichkeit. Selbst bei vielen grossen Discomycetenschläuchen (z. B. Peziza pitya, melaena, Acetabulum, Morchella esculenta) ist eine Schich-

tung an dem intacten Schlauche optisch nicht nachweisbar. Zerschneidet man diesen aber unter Wasser, so tritt an dem Rande der Stücke eine Krümmung ein, bei welcher die Innenfläche convex wird, was eine Sonderung anzeigt in eine äussere und eine innere Schichte von verschiedener Quellbarkeit oder Elasticität.

Andere grössere Asci (z. B. Elaphomyces) lassen in ihrer derben Membran ringsum gleichförmige Schichtung erkennen. Der bemerkenswertheste hierher gehörende Fall ist der von Pringsheim für Sphaeria scirpi genau beschriebene, welcher, wie aus Tulasne's, Currey's (Microsc. Journ. Vol. IV, p. 198) und Sollmanns Mittheilungen hervorgeht, unter den Sphaeriaceen sehr verbreitet ist Beispiele Sph. scirpi, Sph. Lemaneae Cohn, Sph. obducens Schm., Cucurbitar. Laburni, Pleosporae Species). Die Membran des Schlauches besteht hier aus einer dünneren, wenig quellbaren äusseren Schichte und einer inneren gallertartig weichen, welche in Wasser ungemein stark aufquillt. Wird ein reifer Ascus in Wasser gebracht, so dehnt sich die innere und tritt aus der berstenden äusseren hervor, als ein Sack, dessen Länge die ursprüngliche um mehr als das Doppelte übertrifft, wie unten bei der Sporenentleerung ausführlicher beschrieben werden wird. In dem intacten Ascus ist die Innenschicht im Vergleich zu dem Lumen dünn, sie scheint fest zusammengepresst zu sein zwischen der festen, wenig dehnbaren Aussenschicht und dem mit Inhaltsflüssigkeit strotzend angefüllten Primordialschlauche. Sobald der Druck, unter welchem sie steht, durch Verletzung des Ascus aufgehoben wird, quillt sie gegen die Längsachse des letzteren hin dergestalt auf, dass das Lumen zu einem schmalen Canal verengt und der Inhalt, seien es Sporen oder Protoplasma, aus der Verletzungsstelle ausgetrieben wird. Dies findet sowohl bei erwachsenen, der Reife nahen, als jungen, kaum halbwüchsigen Ascis statt, bei beiden ist die Membran im unverletzten Zustande gleich dünn im Vergleich zu dem weiten Innenraum. Die Asci, welche Hoffmann (Icon. anal. Heft III) bei Sphaeria obducens als junge beschreibt, sind jedenfalls verletzte, und seine Ansicht, dass die Membran des Schlauches in dem Maasse an Dicke abnehme als die Sporen heranwachsen, und daher zur Ausbildung der letzteren das Material liefere, entbehrt wenigstens für die genannte Sphaeria (sein Hysterium decipiens konnte ich nicht untersuchen) der Begründung. Berkeley hat schon 1838 (Magaz. of Zoology and Bot. Vol. II, p. 222: On the existence of a second membrane in the Asci of fungi) solche Schläuche mit dicker, quellbarer Wand gekannt; was er aber als second membrane beschreibt ist unzweifelhaft nichts anderes als der Primordialschlauch.

Bei zahlreichen Pyrenomyceten und Discomyceten ist die Membran im Scheitel des Ascus stärker verdickt, als im übrigen, und dabei mit einem longitudinalen, aussen geschlossenen Porencanal versehen. Das exquisiteste Beispiel hierfür liefern die oft beschriebenen Schläuche von Cordyceps, Claviceps, Sphaeria typhina, deren Membran sonst überall sehr zart und dünn, am Ende aber zu einer unregelmässig cylindrischen, von einem sehr engen Porencanal durchzogenen Masse angeschwollen ist, welche fast so dick als der Schlauch breit und diesem wie ein Pfropf aufgesetzt ist. Bei einer Anzahl Pezizen, z. B. P. Sclerotiorum und Verwandten, ist die Membran am Ende des Schlauches zweischichtig und mehr als doppelt so dick als an den Seiten. Die innere Schicht ist

von einem breiten Porencanal durchbrochen, welcher aber von einer gallertigen Masse, die durch Jod dunkler blau wird als ihre Umgebung, ausgefüllt wird. Weitere Einzelheiten hier anzuführen ist umsoweniger thunlich, als es noch vielfach an genauen histiologischen Untersuchungen über die in Rede stehenden Verhältnisse fehlt. Die Structurverhältnisse der Schlauchmembran, welche in directer Beziehung zur Entleerung der Sporen stehen, werden mit dieser besprochen werden.

Wie schon angedeutet wurde weichen die Asci des Protomyces macrosporus von allen anderen in mehrfacher Beziehung ab. Sie entstehen an den zarten, nicht zu Fruchtkörpern vereinigten Hyphen, indem einzelne interstitielle Gliederzellen zu meist breit ovalen, etwa $1/20$ Mm. grossen Schläuchen anschwellen. Ihre zuerst dünne Membran verdickt sich beträchtlich und besteht zuletzt aus drei Hauptschichten, Innen-, Mittel- und Aussenhaut, von denen die letztere wiederum reiche Schichtung und unter Einwirkung von Jod und Schwefelsäure intensive Blaufärbung zeigt. Ihr Inhalt erhält allmählich die Beschaffenheit einer bräunlichgelben, dicht- und grobkörnigen Masse, die aus einer geringen Menge von Protoplosma, hauptsächlich aus groben Fettkörnern besteht. Ein Zellkern ist zu keiner Zeit beobachtet worden. In dem beschriebenen Zustande bleiben die Asci, während die Hyphen des Pilzes und die krautigen Organe der Umbelliferen, in denen er sich entwickelt, absterben, unverändert den Winter über; ihre weitere Ausbildung geschieht im Frühling nach ihrer Entstehung. Unter dem Einfluss von Wasser beginnt jetzt das Fett vom Umfang nach der Mitte hin aufgelöst und durch feinkörniges Protoplasma ersetzt zu werden. Ist dieser Process vollendet, so dehnt sich die Innenhaut mit ihrem

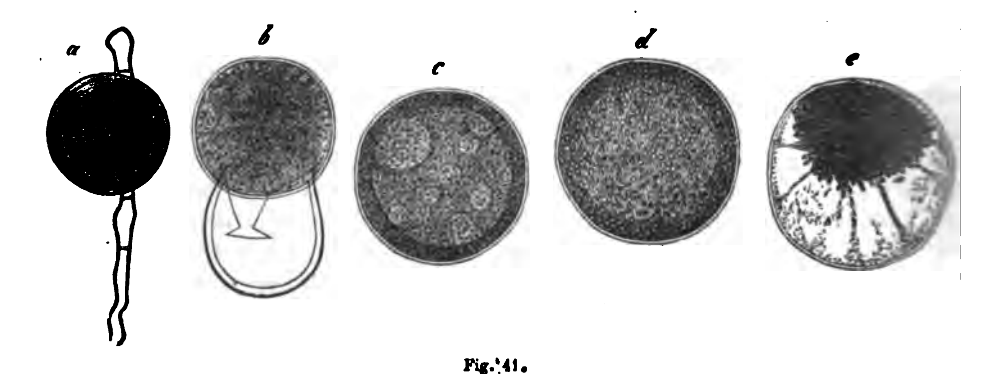


Fig. 41.

Inhalt, sprengt die äusseren Schichten und tritt ins Freie, in Form einer kugeligen, eine Zeit lang noch an Grösse zunehmenden Blase. Das Protoplasma, welches Anfangs in der Mitte dieser vorzugsweise angehäuft war, ordnet sich allmählig zu einer wandständigen, eine grosse centrale Vacuole umgebenden Schichte, und in dieser entstehen endlich simultan Hunderte von stab-

Fig. 41. Protomyces macrosporus Unger. 890fach vergr. *a* reifer Ascus, mit dem Resten der ihn tragenden Hyphe. *b* Innenzelle aus der aufgerissenen Aussenhaut ausgeschlüpft. *c—e* Weiterentwickelung der Innenzelle, in *d* Sporen gebildet, in *e* zusammengeballt.

förmigen, $^1/_{450}$ Mm. langen Sporen. Diese rücken nun mit dem sie umgebenden zu ihrer Bildung nicht verbrauchten Protoplasma zu einem dichten, runden, an der einen Seite der Ascuswand anliegenden Ballen zusammen, das Protoplasma verschwindet rasch, zuletzt ist der Sporenballen innerhalb der vom Primordialschlauch bekleideten Membran in wässeriger Flüssigkeit suspendirt. (Fig. 41).

2. Sporenabschnürung. Basidien.

Bei der Sporenbildung durch Abschnürung gliedert sich das Ende der Mutterzelle oder der Fortsätze und Ausstülpungen, welche sie treibt, als Tochterzellen ab, um sich zur Spore zu entwickeln und zuletzt spontan loszulösen. Bis zur Lostrennung erscheinen die Sporen der Mutterzelle als einem Träger, einer Basis aufgesetzt, daher die Bezeichnung **Basidie** (Léveillé), Sporenträger (Sporophores), Stützschläuche, Asci suffultorii (Corda) und die Benennungen gipfelständige, acrogene Sporenbildung, Acrosporen, Ectosporen. Die Sporenabschnürung ist eine ächte Zellentheilung, von anderen Theilungsvorgängen nur der Form nach ausgezeichnet, die Basidie ist nach vollendeter Abgliederung streng genommen die Schwesterzelle der Sporen, welche die Gestalt, Grösse und Stellung der Mutterzelle beibehält, nicht aber die Mutterzelle selbst, wenn es gleich der Anschaulichkeit und Einfachheit halber zweckmässig ist, sie mit letzterem Namen immer zu bezeichnen.

Es ist gleich hier zu erwähnen, dass in manchen Fällen (z. B. Cystopus, Peronospora) Sporangien, Sporenmutterzellen auf Basidien abgeschnürt werden, auf die nämliche Weise wie in der Regel Sporen.

Nach der Art der Sporenbildung hat man zu unterscheiden zwischen solchen Basidien, welche an einem oder an mehreren Punkten gleichzeitig die Sporen abschnüren, und dann keine weiteren; und anderen, bei welchen an einem Punkte mehrere bis viele Abschnürungen, eine nach der anderen, erfolgen. Jene mögen **simultan** abschnürende (das Wort monospore, einsporige passt nur auf wenige), letztere **succedan** abschnürende oder kurz **succedane** Basidien genannt werden.

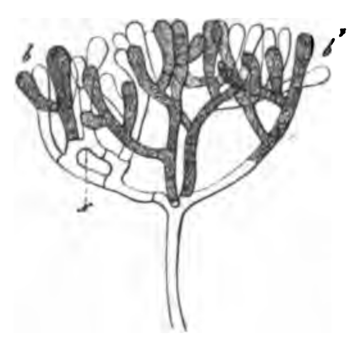


Fig. 42.

Für die **simultane Abschnürung** sind die Basidien sämmtlicher **Hymenomyceten** und **Gastromyceten** das wichtigste und daher in erster Linie zu betrachtende Beispiel.

Wie in dem vorigen Capitel beschrieben wurde, stehen bei diesen Pilzen die Basidien senkrecht und in grosser Zahl bei einander in der Hymenialschichte, oder sie füllen bei manchen Gastromyceten die Kammern der Gleba grösstentheils aus. Sie sind ursprünglich immer Endzellen der Hyphenzweige des subhymenialen Gewebes (Fig. 42); diese sind in der Regel reich büschelig verästelt, die Basidien auf ihnen daher gleichfalls

Fig. 42. Hypochnus centrifugus Tul. *b*, *b*, jugendliche Basidien, als Endzellen von einer büschelig verästelten Hyphe entspringend; bei *x* Hförmige Anastomose. Vergr. 390.

büschelig angeordnet, die eines Büschels meist von verschiedenem Alter und Entwickelungsgrad. Bei den Pilzen, welche stets fädige Structur behalten, ist diese Anordnung stets aufzufinden, wenngleich oft wegen dichter Verflechtung und Zartheit der subhymenialen Elemente mit einiger Mühe. Wo, wie bei Amanita, Russula, Coprinus (Fig. 43) auch das subhymeniale Gewebe zuletzt pseudoparenchymatische Structur annimmt, erscheinen die Basidien im ausgebildeten Hymenium einzeln oder zu einigen, den isodiametrischen Zellen der subhymenialen Schicht aufgesetzt. Von den in das Hymenium verlaufenden

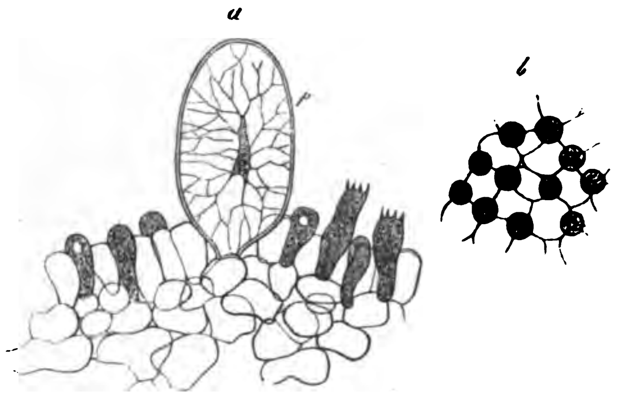


Fig. 43.

Endzweigen der fruchttragenden Hyphen ist oder trägt in vielen Fällen nur ein Theil Basidien. Eine oft beträchtliche Anzahl derselben bleibt unfruchtbar und umgibt die Basidien ähnlich den Paraphysen der Ascomyceten, mit welchen sie auch den gleichen Namen führen können. Sie sind entweder gleich letzteren schmale, meist mehrzellige, von den Basidien auch der Gestalt nach sehr verschiedene Haare (z. B. Tremellinen), oder ihre Form und Grösse ist denen der Basidien ähnlich, sie unterscheiden sich von diesen nur durch ihre constante Sterilität, ihren spärlichen Protoplasmainhalt und oft dadurch, dass sie durch Querwände in mehrere Zellen getheilt sind (Geaster hygrometricus, Octaviania (Fig. 44), Hymenogaster. Bei Coprinus (Fig. 43) sind diese Organe kurze und unregelmässig prismatische, wasserhelle Zellen, welche wie Pflastersteine den grössten Theil der Hymenialfläche bedecken, und zwischen welchen sich, in ziemlich weiten Abständen von einander, die Basidien nach aussen drängen. Besondere Erwähnung verdient das schüsselförmig gestaltete Hymenium von Corticium amorphum Fr., weil bei ihm die lang keulenförmigen Basidien in relativ geringer Zahl zwischen sehr zahlreichen, fadenförmigen, verzweigten und oft rosenkranzförmig eingeschnürten Paraphysen stehen, und weil es daher auf den ersten Blick weit weniger dem Fruchtlager eines Hymenomyceten, als vielmehr dem einer kleinen Peziza gleicht. Beispiele für das beständige Vorkommen

Fig. 43. Coprinus micaceus Fr. *a* dünner Längsschnitt durch die Oberfläche einer Lamelle. Die durch trüb-körnigen Inhalt ausgezeichneten Basidien zwischen wasserhellen blasigen Paraphysen von den subhymenialen Zellen entspringend. *p* Cystide. — *b* Oberflächenansicht des Hymeniums. Vergr 390.

zahlreicher Paraphysen zwischen den Basidien sind ausser den erwähnten noch die Genera Stereum Fr., Corticium Fr. Es ist wahrscheinlich und bei ferneren Untersuchungen zu beachten, dass die gennanten accessorischen Organe unter den in Rede stehenden Pilzen vielleicht verbreiteter, als gewöhnlich angegeben wird, aber da, wo sie den Basidien in Gestalt und Grösse gleichen, übersehen worden sind. Bei Coprinus sind sie längst bekannt: bei den Hymenomyceten überhaupt scheint sie Léveillé in seiner grundlegenden Arbeit als tissu hyménial von den Basidien zu unterscheiden; Montagne (Esq. org. et phys.) erwähnt und beschreibt sie sehr bestimmt als Paraphysen: allein in neuerer Zeit scheint man sie vielfach für noch unentwickelte Basidien gehalten oder mit solchen verwechselt zu haben.

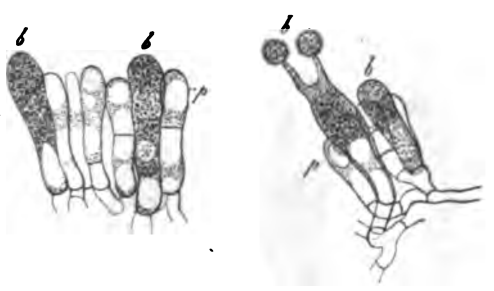


Fig. 44.

Die Basidie selbst ist eine Anfangs cylindrische (Calocera, Dacrymyces) oder in den allermeisten Fällen kurz keulenförmige Zelle, bei Corticium amorphum gestreckt keulenförmig und enorm (bis $^1/_4$ Mm.) lang, ihr Scheitel zunächst immer abgerundet.

Ihre meist zarte, farblose Membran zeigt zu keiner Zeit bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Sie enthält mehr oder minder körniges, selten gefärbtes Protoplasma, welches entweder den ganzen Raum der Zelle gleichmässig erfüllt, oder von Vacuolen, die manchmal regelmässige Anordnung zeigen, unterbrochen ist. In den Basidien einiger Pilze ist ein Zellkern enthalten, welcher dem für die Asci beschriebenen in jeder Beziehung ähnlich ist. Er wurde in dem hiesigen botanischen Laboratorium zuerst von J. Walz bei Dacrymyces deliquescens gefunden, wo er in ganz jungen Basidien nicht erkennbar, in entwickelteren dagegen in der für Peziza confluens beschriebenen Form etwas unterhalb der Mitte constant vorhanden ist. Ferner fand ich ihn bei Corticium amorphum und Hypochnus Spec. (»Thelephora calcea« auct. vet.). Bei anderen Arten (Hymenogaster Klotzschii, Coprinus) konnte ich ihn bis jetzt nicht finden, doch ist kaum zu bezweifeln, dass er sich allgemeiner nachweisen lassen wird.

Zum Behufe der Sporenbildung (Fig. 45) treibt der Scheitel der Basidie meist zwei oder mehr Ausstülpungen, welche in der Regel die Gestalt aufrechter, pfriemenförmiger Stiele, Sterigmen annehmen. Wenn diese ihre definitive Länge erreicht haben, schwillt ihre Spitze an zu einer Blase, welche allmählich die Gestalt und Grösse der fertigen Spore erhält. In dem Maasse als dies fortschreitet rückt das Protoplasma aus der Basidie in die Anschwellungen hinauf, jene wird von unten nach oben mehr und mehr entleert und enthält, nachdem die Sporen ihr Wachsthum vollendet haben, nur mehr spärliche Protoplasma-

Fig. 44. Octaviania carnea Corda. Dünne Schnitte durch das Hymenium, 390fach vergr. b, b Basidien, zwischen zahlreichen Paraphysen (p) stehend.

überbleibsel und Fettkörner. Von dem Beginn der Sterigmenbildung an fand ich den Zellkern in den Basidien der oben genannten Arten nicht mehr, er scheint zu verschwinden. In den jungen und frisch gereiften Sporen vieler

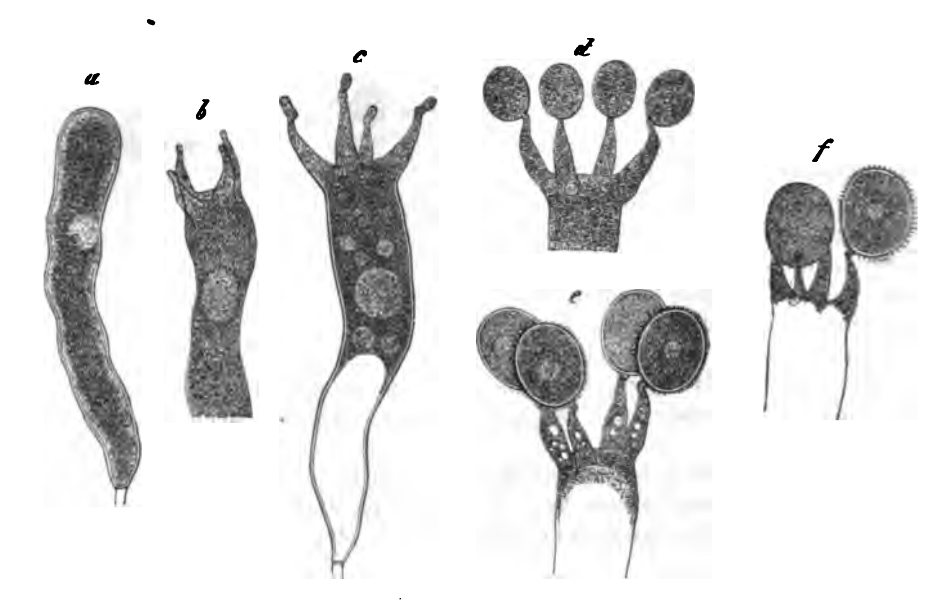


Fig. 45.

Arten unterscheidet man einen centralen, hellen Kreis; ob derselbe von einem Kern herrührt, lasse ich dahingestellt. Zuletzt, nachdem die Sporenanlagen ihre volle Grösse erreicht und ihre Membranen nahezu vollständig ausgebildet und verdickt haben, grenzt sich die Spore durch eine Querwand von der Basidie ab, letztere geht allmählig zu Grunde, manchmal (z. B. Dacrymyces deliquescens) nachdem sie sich noch an bestimmten Stellen durch Querwände getheilt hat. Die Abgliederungsstelle der Sporen liegt meistens ein kurzes Stück unterhalb des Insertionspunktes der Anschwellung, sie wird bei sehr vielen Hymenomyceten durch eine leichte Knickung des Sterigma nach aussen von Anfang an bezeichnet. Die Spore ist daher zur Zeit der Reife an ihrem Anheftungspunkte mit einem kurzen Stielchen versehen. Bei Bovista und einigen Lycoperdon-Arten geschieht die Abgliederung im unteren Theile des Sterigma, die Basis der Spore ist daher in einen langen stielartigen Anhang ausgezogen. Bei einer Anzahl von Genera (Geaster hygrometricus, Polysaccum, Scleroderma, Phalloideen) sind die Sterigmen ganz kurz oder gar nicht entwickelt, im Uebrigen die Sporenbildung gleich der beschriebenen: die Sporen sitzen daher unmittelbar auf dem gewölbten Scheitel der Basidie. Eine ganz eigene Form haben die Basidien von Geaster tunicatus (Tulasne, fung. hyp.

Fig. 45. Corticium amorphum Fr. Sporenbildung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *a*—*f*. *a* fast erwachsene Basidie mit Zellkern. *f* Abgliederung einer reifen Spore; zwei der auf dieser Basidie gebildeten sind schon abgefallen. Vergr. 390.

Tab. XXI, fig. IX). Sie sind oval-keulenförmige Blasen, deren Scheitel in einen cylindrisch kegelförmigen, schmalen Hals auswächst; das obere Ende des letzteren treibt dann etwa sechs strahlig divergirende, sporenabschnürende Sterigmen. Die Zahl der Sterigmen und Sporen auf einem Basidium ist bei der überwiegenden Mehrzahl der basidiosporen Schwämme vier, bei anderen (z. B. Calocera, Dacrymyces, Arten von Hymenogaster, Octaviania [Fig. 44]) typisch zwei, in noch anderen Fällen sechs bis neun, durchschnittlich etwa acht (Phalloideen, Rhizopogon, Geaster [Fig. 46] etc.). Schwankungen in der Zahl,

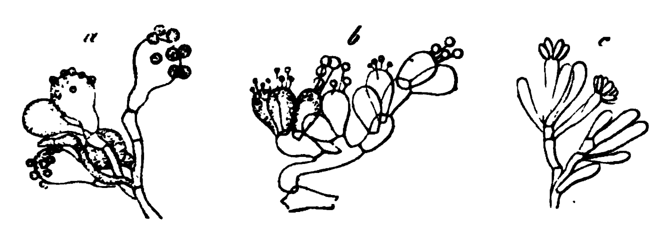


Fig. 46.

besonders zu niedereren Ziffern, sind übrigens äusserst häufig; bei den typisch viersporigen Arten wird man z. B. selten vergebens nach zwei- und dreisporigen Basidien suchen. Typisch einsporige Basidien scheinen, abgesehen von den unten zu nennenden Tremellinengattungen, bei Gastro- und Hymenomyceten nicht vorzukommen; als Ausnahmsfälle finden sie sich nicht selten bei typisch zweisporigen Arten, zumal Hymenogastreen (z. B. Hymenogaster Klotzschii).

Abgesehen von zufällig eintretenden, übrigens sehr seltenen Störungen, halten alle Sterigmen und Sporen einer Basidie in ihrer Entwickelung genau gleichen Schritt. Die Basidien eines und desselben Hymeniums dagegen fructificiren keineswegs gleichzeitig und es ist bekannt, dass man in nicht überalten Fruchtträgern immer ihre verschiedensten Entwickelungszustände neben einander finden kann. Diejenigen, welche gerade in der Sporenbildung begriffen sind, strecken sich derart, dass ihr Scheitel oder wenigstens (Tremellinen) ihre Sterigmen über die anderen Theile des Hymeniums hervorragen. In der ungleichzeitigen Ausbildung der Basidien, und nicht, wie Schmitz früher meinte, in der mehrmals wiederholten Sporenbildung auf jeder derselben hat es seinen Grund, dass man auf kräftigen Hymenien immer neue fructificirende Basidien hervortreten sieht, wenn man die reifen Sporen abgewischt hatte.

Wie Tulasne zuerst gezeigt hat, sind die Basidien von Exidia, Tremella und Hydnum gelatinosum) durch ihre Entwickelung von allen anderen verschieden. Auf den Enden der zarten und dünnen subhymenialen Fäden finden sich zuerst zahlreiche, gleich Basidien angeordnete, protoplasmareiche Zellen (primäre Basidien) von kugeliger oder breit ovaler Gestalt. Diese theilen sich durch senkrechte Längswände in vier wie Kugelquadranten geordnete Tochterzellen, von denen jede eine einsporige Basidie ist. In der ursprünglichen Ver-

Fig. 46. Gastromycetenbasidien auf ihren subhymenialen Tragfäden. Vergr. 390.
a 8sporige von Geaster hygrometricus.
b 4sporige von Lycoperdon pyriforme.
c 4—8sporige von Phallus caninus.

einigung verbleibend oder von den übrigen drei sich loslösend, treibt eine jede aus ihrem oberen Ende ein langes Sterigma, dessen weiteres Verhalten den oben beschriebenen gleich ist. Die Zahl der aus einer Mutterzelle entstandenen Basidien ist ähnlichen Variationen unterworfen, wie die oben besprochenen Zahlenverhältnisse. Bei Hirneola Auricula Judae Berk. (Exidia Auctor.) ist die primäre Basidie lang cylindrisch, den Basidien von Dacrymyces und Calocera sehr ähnlich. Sie theilt sich durch Querwände in eine Reihe von vier oder fünf Tochterzellen, von denen jede ein pfriemenförmiges aufrechtes Sterigma treibt, welches über die Hymenialfläche hervortritt und eine Spore abschnürt. An der obersten Basidie einer Reihe tritt das Sterigma aus dem Scheitel, an den anderen seitlich dicht unter der oberen Wand hervor; seine Bildung und die Sporenabschnürung beginnt in der obersten Basidie einer Reihe, der dann die anderen, von oben nach unten fortschreitend, folgen. (Fig. 47).

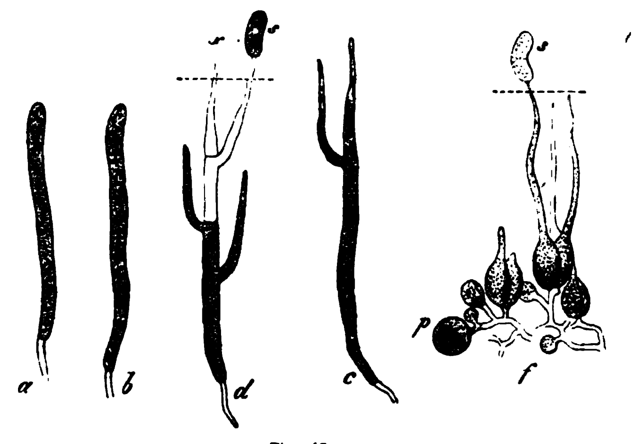


Fig. 47.

Simultane Basidien kommen, wie aus den Beschreibungen bekannt ist, bestimmten Fructificationsorganen zahlreicher anderer Pilzgruppen zu, als die soeben beschriebenen. Die Gestalt der Basidien ist je nach den einzelnen Arten höchst mannigfaltig, theils denen der Gastro- und Hymenomyceten ähnlich (z. B. Botrytis cinerea, Gonatobotrys, Botryosporium Corda), theils verschieden; häufig haben sie die Form fadenförmiger, im Verhältniss zur Spore schmaler Stiele, sie gleichen dann den Sterigmen der oben beschriebenen Pilze und werden häufig einfach mit diesem Namen bezeichnet. Die Zahl der Sporen auf einer Basidie wechselt auch hier nach Arten und Gattungen; typisch zwei- und

Fig. 47. *a — d* Hirneola Auricula Judae Berk. (Exidia Auct.) Basidien; *a* Primärzelle, *b—d* Theilung derselben, Bildung der Sterigmen und Sporen. In *d* : *x* Sterigma, dessen Spore abgefallen. *s* Spore. Die punctirte Linie bezeichnet die Hymeniumoberfläche (die Spore ist nach einem anderen Präparat auf das Sterigma gezeichnet, alles Uebrige genau nach d. Natur; 390fach vergr.).

f Exidia spiculosa Sommerf. Basidien verschiedener Entwickelung. *p* Primärzelle, in vier Tochterzellen (Basidien) getheilt. *s* und punktirte Linie wie bei *d*. Stark vergr. Nach Tulasne copirt.

viersporige scheinen nicht ausserhalb der Hymeno- und Gastromycetenordnungen vorzukommen; mehrsporige sind z. B. den soeben genannten Hyphomycetenformen eigen. Auch die typisch einzelligen, dichotom verzweigten und an den Zweigenden je eine Conidie (Spore, Sporangium) abschnürenden Fruchtträger von Peronospora sind hier zu nennen. Am häufigsten sind jedenfalls ausserhalb der Gastro- und Hymenomycetengruppe einsporige, schmal stielförmige, in der Regel Sterigmen genannte Basidien. Sie kommen z. B. den sogenannten Uredohymenien vieler Uredineen (z. B. Puccinia, Phragmidium, Melampsorae spec.) zu, und wohl auch den conidien- und stylosporenbildenden Organen von Ascomyceten; doch ist es bei diesen vielfach ungewiss, ob die Basidien simultane, und nicht, wie für sehr viele ausser Zweifel steht, succedan abschnürende sind.

Der Process der Sporenbildung ist, soviel bekannt, für alle Fälle wesentlich der gleiche, welcher oben beschrieben wurde. Nur die eine bemerkenswerthe Verschiedenheit kommt oft vor (z. B. Uredineen), dass sich die Spore vor Vollendung ihrer Vergrösserung und Ausbildung durch eine Querwand von ihrem Träger abgrenzt und dann bis zur Reife von letzterem aus auf endosmotischem Wege ernährt wird.

Auf den succedan abschnürenden Basidien ist der Vorgang bei der Bildung jeder einzelnen Spore, wenn man von den tausenderlei Formdifferenzen absieht, wesentlich der oben beschriebene, er wiederholt sich aber mehrmals an einer Basidie, und zwar meistens an dem gleichen Punkte derselben. Die succedane Abschnürung kommt in drei Hauptformen vor, als Abschnürung von Sporenköpfchen, von einfachen und von ästigen Sporenketten oder Reihen Bildung von Arthrosporen, wie Léveillé die Glieder solcher Ketten genannt hat).

Bei der ersten Form (Fig. 48) entsteht auf dem spitzen Ende des schmalen, pfriemenförmigen Basidiums oder Sterigmas zuerst eine einzelne Spore. Nach Abgliederung derselben sprosst dicht neben ihrer Insertionsstelle eine neue Anschwellung aus dem Sterigma hervor, welche die erstgebildete Spore zur Seite drängt, um bald ihrerseits das Ende des Sterigma einzunehmen und sich nun zur Spore ausbildet. Auf die zweite Spore folgt in derselben Weise eine sie verdrängende dritte, und so weiter, oft wiederholt sich der Vorgang viele Male hintereinander. Die verdrängten Sporen bleiben entweder unter der Spitze des Sterigma eine Zeit lang sitzen, indem letzteres zwischen je zwei Sporen ein wenn auch sehr kleines Stück in die Länge wächst und hierdurch

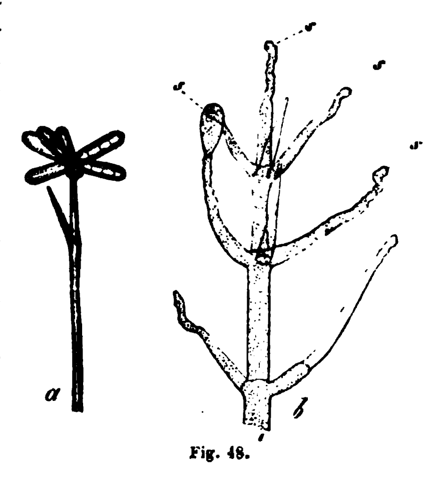


Fig. 48.

Fig. 48. Dactylium macrosporum Fr. Enden von sporentragenden Hyphen, 300mal vergr. *a* trocken, oben Sporenköpfchen. *b* in Wasser; auf den Zweigenden Anfänge der jüngsten Sporen *s*; die darunter stehenden kleinen Unebenheiten sind die Ansatzstellen der älteren, durch das Wasser abgelösten Sporen. Vergr. 300.

ihren Anheftungspunkten Raum gibt; sie sind strahlig zu einem Köpfchen vereinigt, in dem sie einen um so höheren Platz einnehmen, je jünger sie sind. In anderen Fällen wird jede Spore durch ihre Nachfolgerin vollkommen von ihrem Träger abgelöst, um abzufallen oder der jüngeren seitlich ankleben zu bleiben, letzteres nicht selten vermittelst gallertiger Aussenfläche. Beide Formen der Köpfchenbildung kommen häufig vor; für die erstere mögen Dactylium macrosporum Fr., die kleinen Conidien von Hypomyces Tul. (Verticillium agaricinum Auct. und ähnliche Formen), Botrytis Bassiana als Beispiele genannt werden: für die zweite die als Acrostalagmus Cord. bezeichneten Hyphomycetenformen, die Conidien von Sphaeria typhina, Claviceps purpurea (s. Fig. 79 *b*, Kühn, Ber. d. Landw. Inst. zu Halle). Es ist wahrscheinlich, dass zumal die letztere Form unter den conidienbildenden Organen der Ascomyceten eine grosse Verbreitung hat, sie ist aber schwer und nur an ganz frischen in der Luft befindlichen Exemplaren zu erkennen, weil die reifen Sporen durch Erschütterung oder Einwirkung von Wasser sofort von dem Orte ihrer Entstehung losgetrennt werden.

Bei der succedanen Abschnürung einfacher Sporenketten sprosst unter der erstgebildeten Spore aus dem Gipfel des Sterigma oder der Basidie eine neue Ausstülpung hervor, welche die erste senkrecht emporhebt und fortschiebt und sich selbst zur Spore entwickelt. Der zweiten folgt eine dritte, und so fort, oft bis zu zwanzig und mehr (Fig. 49). Die an jedem Bildungspunkte erzeugten Sporen bilden somit eine Kette, deren Glieder um so jünger sind, je näher sie dem genannten Punkte liegen. Sie bleiben oft lange locker mit einander verbunden vermöge einer zarten, alle überziehenden äussersten Membranschichte, welche zwischen je zweien tief eingeschnürt ist und daselbst eine schmale Brücke bildet. Von den zahlreichen bekannten Fällen der einfachen Kettenbildung seien hier die Conidien der meisten Erysiphe-Arten, Penicillium glaucum, Aspergillus (Fig. 49, *b*), die Aecidiumfrüchte der Uredineen, sowie die Conidien (Sporangien) von Cystopus (Fig. 49, *a*) beispielsweise genannt. In Beziehung auf die Form der Abschnürung kommt bei diesen und ähnlichen Beispielen eine Verschiedenheit in soferne vor, als bei den einen (Aspergillus, Penicillium) jede Sporenanlage aus dem bleiben-

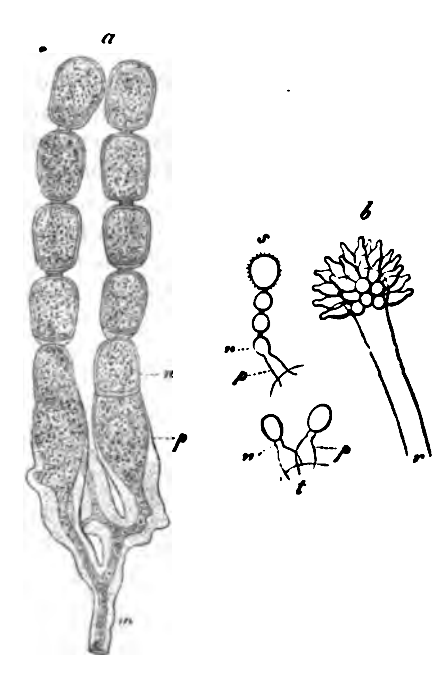


Fig. 49.

Fig. 49. *a* Conidienbildung von Cystopus Portulacae Lév. Vergr. 390.
b Dieselbe von Eurotium herbariorum Lk. (Aspergillus glaucus). Vergr. 800. *r* kopfiges Ende einer Fruchthyphe, dicht mit Basidien oder Sterigmen besetzt, auf denen die Bildung der ersten Spore beginnt. In *s* und *t* einzelne Basidien. In *a* und *b* ist *p* = Basidie, *n* jüngste Spore, *m* Mycelium.

den Gipfel der Basidie hervorsprosst in Form einer mit schmaler, stielartiger Basis aufsitzenden Ausstülpung; während bei den anderen (Erysiphe, Cystopus, Aecidien) nach jeder Sporenbildung das breite Ende des Basidiums ein Stück in die Länge wächst, sich dann durch eine horizontale, breite Querwand als Spore abgrenzt, und diese dann abgegliedert wird dadurch, dass sich die Querwand in eine der Sporenmembran und eine der Basidie angehörende Platte sondert, welche sich beide gegeneinander wölben und zuletzt trennen.

Die Bildung ästiger Sporenketten beginnt damit, dass auf der Basidie ein, oder meistens mehrere, selbst zahlreiche Sporenanfänge auftreten. Nach oder vielleicht selbst schon vor ihrer Abgrenzung durch eine Scheidewand sprosst aus dem oberen Ende der jungen Spore der Anfang einer zweiten hervor, aus dieser die dritte u. s. f. Neben den terminalen treten an den jungen Sporen auch seitliche Sprossungen auf, die sich den terminalen gleich verhalten. Es ist ohne Weiteres klar, dass auf diese Weise eine verzweigte, rosenkranzförmige Zellreihe zu Stande kommt, deren Glieder um so jünger sind, je ferner sie der Ursprungsstelle der Reihe liegen. Ob auch typisch einfache Reihen durch diesen terminalen Sprossungsprocess gebildet werden können, ist mir nicht bekannt. Zuletzt, und in derselben Aufeinanderfolge wie sie entstanden sind, nehmen alle Glieder der Ketten gleichmässig die Eigenschaften von Sporen an und trennen sich von einander. Diese letzteren Erscheinungen rechtfertigen denn auch die Bezeichnung der einzelnen Glieder als Sporen, während der Entwickelungsgeschichte nach alle diejenigen, von welchen neue Sprossungen ausgehen, ebenso gut Basidien als Sporen genannt werden könnten; — es ist dies einer der bei niederen Gewächsen so häufig wiederkehrenden Fälle, in denen eine strenge Classification der Organe auf unüberwindbare Schwierigkeiten stösst. Für die beschriebenen Bildungen liefern Beispiele die dicken Sporenköpfe der Formen, welche von Fresenius (Beitr.) und Riess (Bot. Zeitg. 1853, 139 Periconia genannt werden, die des Myriocephalum botryosporum Not. und die allenthalben so häufigen Microconidienträger von Pleospora herbarum (vgl. Tulasne, Carp. II.), welche den Namen Dematium vulgare, Dem. herbarum Pers. führen, sowie viele ähnliche, schwer zu benennende Formen. Vgl. auch Penicillium viride, P. chlorinum Fresenius, Beitr. Taf. III, P. olivaceum Corda, Ic. III, fig. 35.)

Eine Menge dubiöser, den Pilzen beigesellter Organismen, zumal die Gattung der Hefenpilze, Hormiscium Kunze, mit ihrem bekanntesten Repräsentanten H. Cerevisiae, der Bierhefe (Torula Cerevisiae Auct. plur., Cryptococcus Kützing) besteht aus Zellen, welche erst einzeln gefunden werden, und aus welchen unter geeigneten Bedingungen ästige, rosenkranzförmige Zellreihen hervorsprossen, genau wie die ästigen Sporenketten aus ihren Anfangsgliedern. Ohne hier discutiren zu wollen ob diese Hefezellen ursprünglich von Fruchtträgern bestimmter Pilze erzeugt, oder Repräsentanten selbständiger Arten sind, ist es am Platze, sie an dieser Stelle zu erwähnen. Nach ihnen wird die soeben beschriebene Sprossung und Kettenbildung häufig kurzweg als hefeartige Sprossung bezeichnet, und ihre umstehende Abbildung (Fig. 50) möge zur Erläuterung der Bildung verzweigter Ketten dienen.

Es erübrigt noch, die histiologischen Veränderungen zu betrachten, durch welche die Lostrennung der abgeschnürten Sporen von ihren Trägern bewirkt

wird. Am vollständigsten lassen sich dieselben beobachten bei den einfachen Conidien- (Sporangien-) Reihen von Cystopus, zumal C. cubicus und C. Portulacae. Vgl. de Bary, Ann. sc. nat. 4e sér. tom. XX, p. 133. Die Conidie (Fig. 49, a) wird hier angelegt dadurch, dass sich der kuppelförmige Scheitel der keulenförmigen Basidie mittelst einer dicken, gallertartigen, bläulich glänzenden Querwand von dem unteren Theile abgrenzt. Die Querwand entsteht wie die Scheidewände der Confervenzellen, sie setzt sich in die inneren Schichten der Seitenwand der Basidie fort, die äusserste Schicht letzterer zieht sich als eine dünne Scheide continuirlich über die Querwand und die ganze Conidie. Nach Bildung einer Conidie wächst das obere Ende des Basidium ein Stück in die Länge und nimmt wiederum Kuppelform an. Die Querwand behält ihre ursprüngliche Gestalt und Grösse, sie sitzt daher bald auf dem Scheitel der Basidie als eine kreisrunde, oben leicht concave, die Conidie tragende Platte, deren Rand anscheinend frei, jedoch von der »Scheide« wie zu Anfang eingeschlossen ist. Auf der Innenfläche der Querwand erscheint nun eine neue, in die Seitenwand der Conidie continuirlich übergehende Celluloseschicht, die Conidie ist somit von einer eigenen Membran rings umgeben, unten von der ursprünglichen Querwand gestützt, seitlich von der Scheide überzogen. Indem sich der gleiche Vorgang nach den Regeln der einfach reihenweisen Abschnürung wiederholt, entsteht eine lange Kette von Conidien. In dem Maasse als diese von den jüngeren vorgeschoben werden, nimmt die Grösse der primären Querwände unter ihnen ab, letztere erscheinen unter der dritt- oder viertjüngsten Conidie einer Reihe nur mehr als kleine, dünne, kreisförmige Plättchen und sind an noch älteren völlig verschwunden. Die Scheide bleibt den kleiner werdenden Querwänden immer eng anliegen, sie wird daher mit dem Schwinden letzterer zwischen je zwei Conidien immer tiefer eingeschnürt, nach dem völligen Verschwinden der Querwand bleibt sie zunächst erhalten als zarte, die Conidien verbindende Brücke, die endlich gleichfalls verschwindet. An der Abgrenzungsstelle der Conidien findet somit ein in entgegengesetztem Sinne erfolgendes Convexwerden der einander berührenden Wände von Conidie und Basidie statt, und eine allmähliche Resorption der primären Querwand sowohl wie der scheidenartigen äusseren Portion der Mutterzellmembran. Beide Processe oder der letztere für sich allein müssen in allen Fällen die Loslösung der abgeschnürten Fortpflanzungszellen bewirken, wie sich meistens nachweisen lässt, wenn auch minder vollständig wie in dem beschriebenen exquisiten Beispiele.

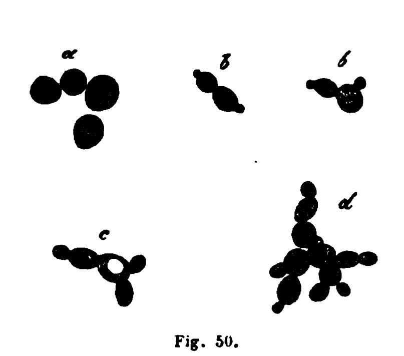


Fig. 50.

Fig. 50. Bierhefe (Hormiscium Cerevisiae). 390mal vergr. *a* Zellen vor der Sprossung. *b*—*d* Sprossungen, in gährender Traubenzuckerlösung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben.

3. Sporenbildung durch Zelltheilung.

Als Zellentheilung bezeichne ich (im Gegensatz zur freien Zellbildung, bei welcher ein Theil des Protoplasmas einer Mutterzelle zur Anlage von Tochterzellen wird) denjenigen Vorgang, bei dem der ganze Protoplasmakörper der Mutterzelle in zwei oder mehrere Tochterzellen zerfällt, sei es unter gleichzeitiger Bildung von der Innenschichte der Mutterzellhaut ausgehender und mit dieser zusammenhängender Scheidewände (wandständige Zelltheilung Nägeli, Theilung durch Scheidewände), sei es ohne unmittelbare Betheiligung der Mutterzellmembran.

Alle nicht in den beiden vorhergehenden Abschnitten besprochenen Sporenentwickelungsprocesse, sind unter der in der Ueberschrift genannten Bezeichnung zusammenzufassen. Die in dem vorigen Abschnitte beschriebene Abschnürung ist lediglich eine Form der Zelltheilung mit Scheidewänden, und sie ist, wie sich a priori erwarten lässt, mit den übrigen Theilungsformen durch so zahlreiche Uebergangsformen verbunden, dass auf eine allgemein durchgreifende Trennung wohl stets wird verzichtet werden müssen. Immerhin wird die Unterscheidung für viele Fälle durchführbar und gerechtfertigt sein.

In der folgenden Uebersicht der Hauptformen, unter welchen die Sporenentwickelung durch Zelltheilung auftritt, sollen, der Deutlichkeit wegen, die scharf characterisirten Fälle vorangestellt werden, es ist daher zu beginnen mit der

1. Theilung ohne Scheidewandbildung. Dieselbe findet statt in den Sporangien der Mucorinen, den Zoosporangien der Saprolegnieen und Peronosporeen. Das ganze, entweder wandständige oder den ganzen Zellraum erfüllende Protoplasma der Sporenmutterzelle zerfällt bei diesen Pilzen simultan in mehrere (zwei, drei bis zwölf und sechzehn bei den Peronosporeen, oder sehr viele (Saprolegnieen, den meisten Mucorinen) Portionen, welche erst durch sehr zarte, dann schärfer hervortretende Grenzlinien umschrieben sind und von denen jede alsbald die Eigenschaften einer Spore annimmt, bei den Mucorinen eine derbe Zellmembran um ihre Oberfläche erzeugend, bei den anderen Gruppen zunächst ohne distincte Membran. Die Wand der Sporenmutterzelle ist bei dem Vorgang unbetheiligt, die Sporen liegen (abgesehen von der sogleich zu erwähnenden Besonderheit bei Pythium) von dem Momente ihrer Bildung an frei in dem von ihr umschlossenen Raume. Man hat deshalb, aber wie ich glaube mit Unrecht, den in Rede stehenden Process den Erscheinungen der freien Zellbildung zugezählt.

Der Theilung geht wohl immer (für die Mucorinen fehlt es an genauen Untersuchungen) eine Veränderung in dem Ansehen des Protoplasma voraus, es wird gleichmässiger körnig, und in vielen Fällen (Pythium, Peronosporeen) treten in ihm soviele zartumschriebene, runde, körnerfreie, helle Flecken auf, als Sporen gebildet werden; jeder Fleck nimmt nach der Theilung die Mitte einer Spore ein. Ob es sich hier um Zellkerne oder Analoga derselben handelt, ist zweifelhaft, nach vereinzelten Beobachtungen an Mucorinen (Pilobolus, folgend. Abschn.) nicht unwahrscheinlich.

Die Sporenmutterzellen der in Rede stehenden Pilze entstehen einzeln oder

sammengesetzte Sporen, Sporae septatae, multiloculares compositae, auch Sporae cellulosae (Corda), Semen multiplex (Tulasne carp.). Diesen Bezeichnungen liegt die Auffassung des ganzen Körpers als einer Spore zu Grunde; der septirten oder mehrfächerigen wird die unseptirte, einfache Fortpflanzungszelle entgegengesetzt. Streng genommen sind diese Bezeichnungen unrichtig, denn wenn man von dem einzigen stichhaltigen Gesichtspunkte ausgeht und die einzelne geschlechtslose Fortpflanzungszelle Spore nennt, so ist eben jedes einzelne Fach jener vielfächerigen Körper eine Spore, und nicht der ganze; und wenn man consequent sein und von mehrfächerigen, d. h. mehrzelligen Fortpflanzungszellen reden wollte, so würde dies widersinnig sein. Vom histiologischen Standpunkte aus ist darum die oben gegebene Auffassung wie mir scheint die allein richtige. Behält man dieses im Auge, so mögen übrigens Ausdrücke wie septirte, querwändige Sporen beizubehalten sein, wie so manche andere einmal eingebürgerte in ihrer wörtlichen Bedeutung unpassende Kunstausdrücke; und am zweckmässigsten dürfte von den überkommenen die Bezeichnung zusammengesetzte Sporen sein; sie soll hier hinfort gebraucht, und das einzelne Glied einer zusammengesetzten als Einzel- oder Theilspore, Merispora, bezeichnet werden.

Die altherkömmlichen Bezeichnungen, welche soeben besprochen wurden, sind übrigens von anderen als streng histiologischen Gesichtspunkten aus darum nicht ungerechtfertigt, weil sehr häufig Zellen, welche genau die gleiche Stelle in dem Entwickelungsgange einnehmen, bei der einen Gattung oder Species zur einfachen Spore werden, bei der anderen Mutterzellen zusammengesetzter Sporen sind. Ein bekanntes Beispiel hierfür liefern die Genera Uromyces Tul. und Puccinia, und das auffallendste jedenfalls die Ascomyceten, zumal Pyrenomyceten. Die Fortpflanzungszellen, welche in den Ascis durch freie Zellbildung entstehen, und in dem früheren Abschnitte Sporen genannt worden sind, werden hier in einer Reihe von Fällen zu einfachen, in einer anderen zu zusamengesetzten Sporen. In letzteren beginnt die Theilung schon sehr frühe, geschieht übrigens durchaus nach den Regeln gewöhnlicher Zelltheilung mit

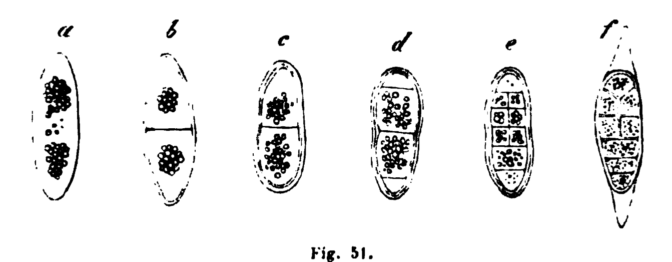


Fig. 51.

Scheidewandbildung, was nach den wenig klaren Darstellungen von Sollmann (Botan. Zeitung 1862, 1863) zweifelhaft werden könnte. (Vgl. Fig. 51.)

Fig. 51. Sphaeria Scirpi DC. *a*—*e* Entwickelungsstadien der Sporen, 390fach vergr. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben; alle nach Exemplaren gezeichnet, welche sich im Innern frisch freigelegter, unversehrter Asci befanden. *f* reife, entleerte zusammengesetzte Spore, 350mal vergr., nach Pringsheim.

An die Zelltheilungen und reihenweise Abschnürung schliesst sich auch der Sporenbildungsprocess von Ustilago an, wie er von Kühn und mir früher beschrieben worden ist. Die relativ dicke, weich gallertige Membran der büschelig verästelten sporenbildenden Fäden und die kleinen glänzenden (früher von mir fälschlich Zellkerne genannten) Protoplasmakörper der ganz jungen Sporen sind der Grund, warum die jungen Sporengruppen auf den ersten Blick ein ganz absonderliches Ansehen haben. Ihre Bildung ausführlich zu beschreiben würde hier zu weit führen. Bei den anscheinend zusammengesetzten Sporen der Ustilagineengattung Urocystis Rab. (Polycystis Lév.) sind wenigstens die kleinen wasserhellen, den dunkeln Sporen selbst aussen aufsitzenden Zellen nicht Schwesterzellen der Sporen, sondern Glieder von kurzen Hyphen, welche sich der jungen Spore aussen fest anlegen. Die vielgliederigen Sporenknäuel der verwandten Gattung Sorisporium Rud. beginnen als kugelige Ballen dicht verflochtener, einzeln kaum unterscheidbarer Hyphen. In der Mitte des Ballens tritt dann die Anfangs sehr klein- und zartzellige Sporengruppe auf, welche ohne weitere Theilung ihrer Glieder zu ihrer definitiven Grösse heranwächst, während das peripherische Geflecht des Ballens allmählich (durch Resorption) verschwindet. Wie die Sporen zuerst angelegt werden ist ganz unklar.

Schliesslich mag dem Sporenbildungsprocess durch Zelltheilung die Erscheinung angereiht werden, bei welcher sich gewöhnliche vegetative Hyphen des Myceliums oder Fruchtträgers durch Querwände in meist kurze Gliederzellen theilen, die sich dann meist von einander trennen und von denen jede einzelne unter günstigen Bedingungen wieder zu einem Myceliumfaden auszuwachsen vermag. Die Produkte dieses Processes mögen als Brutzellen bezeichnet werden. Sie sind von den vegetativen der gleichen Species in der Regel durch derbere Membran, reichlichere Mengen körnigen Inhalts oder reichlichere Fetttropfen ausgezeichnet. Den Sporen schliessen sich diese Bildungen durch ihre Abtrennung von der Mutterpflanze und ihre Keimfähigkeit an; von denselben zu unterscheiden sind sie aber darum, weil sie, vergleichbar den Brutzellen und Brutknospen mancher höheren Gewächse, nicht typische Fortpflanzungsorgane der Species sind, sondern eher krankhafte Produkte, erzeugt in Folge ungünstiger Vegetationsbedingungen. In Reihen von Brutzellen zerfallen z. B. die Aeste des Myceliums von Mucor Mucedo bei ungeeigneter Ernährung; bei Dacrymyces deliquescens zerfällt oft der ganze Fruchtträger, wenn er langsam austrocknet, in unregelmässig gestaltete Brutzellen (Tulasne); die Pilzform, welche Caspary (Monatsber. d. Berl. Acad. 1855) als Fusisporium melanochlorum beschrieben hat, gehört ohne Zweifel hierher, und zahlreiche Beispiele findet man an den Mycelien fädiger Pilzformen, zumal der Dematieen. Viele derselben mögen unter den Formen sein, die in der descriptiven Mycologie den Namen Torula führen.

II. Bau der Sporen.

Bei der Betrachtung der Structur reifer Sporen ist zunächst zu unterscheiden zwischen den beweglichen Sporen, Schwärmsporen, Zoosporen und den bewegungslosen.

Die ersteren kommen verhältnissmässig wenigen Pilzen zu, nämlich den wasserbewohnenden Saprolegnieen und einer Anzahl, für die Sporenbildung gleichfalls auf das Vorhandensein tropfbar flüssigen Wassers angewiesener Peronosporeen (Cystopus, Arten von Peronospora, Fig. 52). Die Schwärmsporen der Pilze sind, abgesehen von dem Mangel des Pigmentes in ihnen, den gleichnamigen Organen der Algen im Wesentlichen gleich gebaut: nackte, einer deutlichen Cellulosemembran meistens (Saprolegnia ferax soll eine sehr zarte Membran besitzen) entbehrende Protoplasmakörper oder Primordialzellen, von deren Oberfläche meist zwei (eine bei Pythium entophytum und monospermum nach Pringsheim) schwingende Cilien entspringen. Diese sitzen seltener an dem spitzen Vorderende der eiförmigen Spore (Saprolegnia ferax nach Thuret), und sind dann beide vorwärts gerichtet, gleich denen der Schwärmsporen von Ulothrix, Chaetophora u. s. f. Die meisten Pilzzoosporen sind vielmehr oval, oder rundlich-linsenförmig, zeigen an ihrer einen Seitenfläche einen rundlichen, einer an die Oberfläche grenzenden Vacuole gleichenden hellen Fleck, und von zwei diametral entgegengesetzten Punkten des Randes dieses Fleckes entspringt je eine Cilie, von denen die eine nach vorne, die andere nach hinten gerichtet ist: eine Anordnung, welche an die für die Phaeosporen-Algen Thurets erinnert. Bei Peronospora infestans entspringen beide Cilien von demselben Punkte. Im Uebrigen stimmen die Pilzzoosporen so sehr mit denen der Algen überein, dass eine ausführlichere Besprechung derselben hier unterbleiben kann. Wie bei den Algen kommen die Schwärmsporen der Pilze zuletzt zur Ruhe, bilden eine zarte Cellulosehaut auf ihrer Oberfläche und beginnen dann sofort zu keimen.

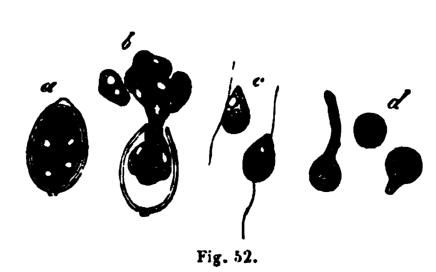


Fig. 52.

Alle bekannten Pilzsporen ausser den eben erwähnten entbehren der schwingenden Cilien und der selbständigen Bewegung. Sie haben zur Zeit der Reife und meist schon lange vorher eine feste Zellmembran und diese lässt in sehr vielen Fällen zwei Lagen unterscheiden: Aussenhaut, Episporium oder Exosporium und Innenhaut, Endosporium, von denen die eine oder die andere wiederum geschichtet sein kann. Bei zarten oder kleinen Sporen ist diese Sonderung in zwei Lagen nur sehr schwer, oder vor der Keimung gar nicht zu erkennen (z. B. Kleinsporige Pezizen, wie P. calycina, tuberosa, Sclerotiorum; Acrostalagmus; Corticium quercinum und viele ähnliche; Conidien von

Fig. 52. Peronospora infestans Mont. *a* Sporangium, in Wasser liegend, nach vollendeter Theilung. *b* Austritt der 10 Zoosporen aus demselben. *c* Zoosporen während der Bewegung. *d* solche zur Ruhe gekommen und zu keimen beginnend. Vergr. 390.

Xylaria, Claviceps etc.); manchmal selbst zu keiner Zeit (Exoascus). Die Sporenwand, alsdann oft schlechthin Episporium genannt, stellt in diesen Fällen eine einfache, farblose oder gefärbte Membran dar.

In den zahlreichen Fällen deutlicher Sonderung stellt die Aussenhaut meistens eine derbe Membran dar, welche meist in der verschiedensten Weise und Intensität gefärbt, selten ganz farblos ist, und von deren Färbung in den meisten Fällen die der ganzen Spore herrührt. Die Oberfläche derselben ist entweder ganz glatt (z. B. bei den meisten Puccinia-Teleutosporen, vielen Pezizen), oder häufiger wohl mit nach aussen vorspringenden Verdickungen von der Gestalt von Warzen, Stacheln, Runzeln, netzförmig verbundenen Leisten versehen, deren Dicke und Höhe je nach den einzelnen Species wechselt, von den zartesten punktförmigen Erhebungen (z. B. Uredosporen von Puccinia coronata, Aspergillus etc.) und Netzleistchen (Peziza aurantia, Puccinia reticulata) an bis zu den dicksten Warzen (Genea), Stacheln (Tuber melanospermum, Octaviania, Triphragmium echinatum) oder netzförmig verbundenen Kämmen (Tuber aestivum). Die Aussenhaut ist dabei entweder homogen oder geschichtet. Bei den durch Abschnürung gebildeten Sporen ist sehr oft eine dünne äusserste Schichte von dem Uebrigen unterscheidbar, von der durch die Entwickelungsgeschichte ziemlich unzweifelhaft wird, dass sie die ursprüngliche zarte Membran der Sporenanlage darstellt, welche mit der Spore herangewachsen ist, und an deren Innenseite sich die anderen Schichten gebildet haben. Dieser äusseren Umkleidung, man kann sie die primäre Schicht nennen, gehören oft (z. B. Uredosporen, Corticium amorphum) die Prominenzen der Aussenfläche ausschliesslich an. Dass die zusammengesetzten oder septirten Sporen in ähnlicher Weise von der mit ihnen wachsenden Mutterzellhaut wie von einem knapp anliegenden Sacke umzogen werden, wurde schon oben erwähnt. Einige Episporien, besonders schön die von Phelonites strobilina, Peridermium Pini, Caeoma pinitorquum und einiger anderer Uredineen zeigen statt der Schichtung ein Gefüge, welches sie wie aus kleinen, auf der Sporenoberfläche senkrecht stehenden, prismatischen Stäbchen zusammengesetzt erscheinen lässt. Die gewölbten äusseren Enden der Stäbchen ragen als Wärzchen nach aussen vor. Am schönsten sieht man diese Structur, wenn die genannten Episporien durch Einwirkung von Schwefelsäure aufquellen.

Das Endosporium stellt eine meist farblose, oder doch weit blasser als die Aussenhaut gefärbte, glatte, homogene oder geschichtete Haut dar; es ist von dem Epispor meist durch grössere Weichheit und Zartheit, doch keineswegs immer durch geringere Dicke unterschieden.

Manche Pilzsporen lassen in ihrer Membran Poren oder Tüpfel erkennen, welche meist in bestimmter, bei der einzelnen Species nur zwischen sehr engen Grenzen schwankender Zahl und in regelmässiger Stellung und Vertheilung auf der Sporenoberfläche auftreten. Viele derselben dienen den schlauchförmigen Ausstülpungen, welche beim Keimen aus der Spore hervortreten, als Austrittsstelle und können daher als Keimporen bezeichnet werden; anderen kommt diese Bedeutung nicht zu, sie mögen einfach Tüpfel oder Poren heissen. Die Lage dieser Poren in der Membran, oder wenn man so sagen darf, die Structur derselben ist nach den Einzelfällen verschieden. Die Sporen von Sordaria fimiseda deNot. z. B. haben in ihrem Scheitel einen nur von der äussersten

Membranschicht geschlossenen Keimporus (vgl. unten Fig. 55). Die Keimporen der Uredosporen, welche ich untersucht habe, z. B. derer von Puccinia und Uromyces, sind scharf umschriebene, runde Löcher in dem Endosporium: aussen werden sie von dem darüber hinziehenden Episporium geschlossen. Die in den sogenannten Teleutosporen derselben Genera befindlichen sind, soweit es entschieden werden konnte, Tüpfel im Epispor, welche jedoch dieses nicht bis in seine äussersten Schichten durchbrechen; auf der Innenseite scheinen sie durch das undurchbrochene Endosporium geschlossen zu sein. Einen für die Keimung bedeutungslosen Tüpfel zeigen manche, vielleicht viele Uredosporen (z. B. Puccinia graminis) an ihrer Anheftungsstelle (s. Fig. 53). An der gleichen Stelle sind die Sporen mancher Hymeno- und Gastromyceten (z. B. Hymenogaster Klotzschii und wohl noch andere, durch Abschnürung entstehende mit einem Tüpfel versehen, welcher dem Episporium anzugehören scheint; Corda (Anleitg. p. XXXII wirft diesen Tüpfel mit dem an dem Anheftungspunkte der meisten abgeschnürten Sporen vorhandenen, oben erwähnten Stielchen unter dem Namen Hylus, Fensterchen, Nabel zusammen, den er als eine »Oeffnung, Spur einer Durchbohrung oder ein kurzes, durchbohrtes Wärzchen« beschreibt. Soviel ich wenigstens bei dem grosssporigen Corticium amorphum (vgl. Fig. 45) erkennen konnte, ist das Stielchen der acrogenen Sporen der Hauptsache nach eine Fortsetzung oder Ausstülpung des Endosporiums, über welche sich das Epispor nicht oder nur als ungemein verdünntes Häutchen fortsetzt; das Stielchen selbst zeigt ein enges Lumen, oder die Membran ist ihm bis zum Verschwinden des letzteren verdickt. Manche Ustilagineen, zumal Ustilago receptaculorum, zeigen ferner das Episporium mit einem breiten, oft $1/4$ bis $1/3$ des Sporenumfangs einnehmenden helleren Flecke versehen, welcher einer dünneren, allmählich in die stärker verdickte und dunkler gefärbte übrige Wand übergehenden Stelle entspricht.



Fig. 53.

Als letztes Beispiel seien hier noch die zierlichen Längsstreifen auf den ovalen Sporen von Ascobolus furfuraceus und Verwandten erwähnt, welche Coemans als weisse Adern beschreibt. Sie sind enge, soviel ich erkennen konnte, völlig offene Längsspalten in dem schön violetten Episporium: das farblose Endosporium ist glatt, homogen und undurchbrochen.

Die Fälle, in denen das Episporium von der Innenhaut, schwer, kaum deutlich unterschieden werden kann, wegen der geringen Dicke beider Membranen oder einer derselben, bedürfen hier keiner ausführlicheren Besprechung.

Besondere Erwähnung dürfte die Structur der Sporen von Nyctalis und von Elaphomyces verdienen.

Fig. 53. Puccinia graminis, dünner Schnitt durch ein Sporenlager, 390mal vergr. *u* Uredosporen, mit 4 Keimporen im Aequator. *t* Teleutosporen, die obere mit einem Keimporus im Scheitel.

Die ersteren (vgl. Bot. Ztg. 1859, p. 386) entstehen einzeln, als spindelförmige oder sternförmig ausgezweigte Zellen auf den Enden oder in der Continuität der fruchttragenden Hyphen. Nachdem sie ihre volle Grösse erreicht haben, zieht sich der ursprünglich der Membran überall anliegende Protoplasmakörper aus den Enden der Zelle und den sternförmigen Aussackungen zurück, nach der Mitte hin zusammen, und an seiner Oberfläche tritt eine neue Membran auf. Letztere erhält doppelte Contouren; sie ist als Endosporium zu bezeichnen; die ursprüngliche, ebenfalls doppelt contourirte ungeschichtete und der letztgenannten gleichdicke als Episporium. Das Endosporium steht nur mit der mittleren Region des Epispors in Berührung, die Enden und Aussackungen des letzteren stehen weit von ihm ab, es nimmt gleichsam die Mitte eines mit wässeriger Flüssigkeit erfüllten Sackes oder Mantels ein, weshalb ich die in Rede stehenden Sporen einstweilen Chlamydosporen genannt habe.

Die Sporen von Elaphomyces (vgl. Tulasne, fung. hypog.; de Bary, Fruchtentw. der Ascomyc.) sind durch die enorme Dicke des Endosporiums ausgezeichnet. Dasselbe bildet weitaus die Hauptmasse der grossen kugeligen Spore; es umschliesst den verhältnissmässig engen Innenraum in Form einer bläulich glänzenden Masse von gallertartiger Beschaffenheit, gesondert in eine schmale, in Wasser, Säuren u. s. f. zu einem formlosen Schleim aufquellende äussere, und eine breitere, durch die genannten Agentien unverändert bleibende innere Lage; beide Lagen zeigen meistens noch untergeordnete Schichtungen. Das Episporium ist eine dünne, aber feste und spröde dunkel gefärbte Haut, welche dem Endospor eng anliegt und meist wiederum in zwei sehr dünne Schichten gesondert werden kann, deren äussere bei manchen Arten feinstachelig ist (Fig. 54).

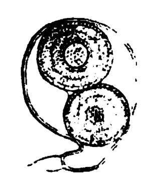


Fig. 54.

Die verschiedenen Schichten und Häute der Sporenmembran, von denen bisher die Rede war, entwickeln sich, soweit die vorliegenden Beobachtungen reichen, in derselben Weise und Aufeinanderfolge wie die pflanzlichen Zellmembranen und ihre Schichten überhaupt. Es liegt daher kein Grund vor, auf ihre Entstehungsgeschichte hier ausführlicher einzugehen, als dies in den vorigen Abschnitten schon geschehen ist.

Eine Menge von Pilzsporen zeigt ausser den beschriebenen Membranen auf ihrer Oberfläche Umhüllungen oder Anhängsel, welche aus einer farblosen, durchsichtigen, unter Einwirkung von Wasser stark quellenden und meist rasch zerfliessenden und verschwindenden, durch wasserentziehende Reagentien schrumpfenden Gallerte bestehen. Sie mögen als Gallerthülle, Gallertanhängsel bezeichnet werden. Sie finden sich sowohl bei den in Ascis gebildeten, als bei acrogenen, bei einfachen und zusammengesetzten Sporen.

Von Ascosporen sind die vieler Sphaeriaceen (z. B. Massaria, vgl. Fresenius Beitr., Tulasne, Carp., ferner Sphaeriae spec., vgl. Sollmann, Bot.. Ztg. 1862, 63); Xylaria pedunculata, zuerst erwähnt von Berkeley, 1838, in Magaz. of Zool. and Bot. Vol. II, p. 224, vgl. Tul. Carp. II.) mit einem verschieden breiten, sehr zart umschriebenen Gallerthof rings umgeben. Aehnlich verhalten sich Rhytisma Andromedae, Hysterium nervisequum und andere Hysterineen. Die

Fig. 54. Elaphomyces granulatus. Ascus mit 2 halbreifen, noch farblosen Sporen. Das relativ enge Lumen derselben an dem körnig trüben Inhalt kenntlich. Vergr. 390.

zusammengesetzte Spore von Sphaeria Scirpi ist in einen zarten durchsichtigen Sack eingeschlossen, der den Seiten eng anliegt, an jedem Ende dagegen zu einem langkegelförmigen Anhängsel ausgezogen ist. (Fig. 51. Pringsheim, Jahrb. I, Taf. 24). Anhängsel von pfriemenförmiger oder halbkugelig-buckeliger Gestalt zeigen die Enden der Sporen vieler anderer Sphaerien, z. B. Arten von Valsa, Melanconis (vgl. Tulasne, Carp. II, Fresen. Beitr. Taf. VII, 22, 21). Auf der einen Seite der kugeligen Sporen von Peziza melaena und der ovalen von Ascobolus albidus Coemans, A. furfuraceus P. liegt dem Episporium ein halblinsenförmiger, nach der Entleerung der Sporen in Wasser zu halb- und ganz kugeliger Form aufquellender Gallertanhang an; Peziza convexula und Ascob. immersus P. (Coemans l. c.) zeigen das ganze Epispor von einem breiten Gallerthof umzogen, die oben erwähnte gemeinsame Hülle der 8 Sporen von Asc. Kerverni dürfte wohl auch hierher gehören.

Von den acrogenen Sporen zeigt z. B. die als Myxocyclus confluens Riess beschriebene Form (vgl. Tul. carp.; Fresenius Beitr.) einen breiten Gallerthof um die grossen zusammengesetzten Sporenkörper. Die Sporenköpfchen von Acrostalagmus, die aus dicht gehäuften ästigen Sporenketten gebildeten Köpfchen von Myriocephalum botryosporum sind in eine massige Gallerthülle eingeschlossen, und so liessen sich viele Beispiele anführen. Auch die anscheinend homogene, meist sehr zerfliessliche Gallerte, von welcher die Stylosporenlager unzähliger Ascomyceten bedeckt und welcher die Sporen eingebettet sind, dürfte hier zu erwähnen sein.

Die morphologische Bedeutung der verschiedenen Anhängsel ist noch durch die Entwickelungsgeschichte genauer festzustellen. Die Gallerthöfe und massigen Gallertumhüllungen ganzer Hymenien dürften bei acrogenen Sporen wohl jedenfalls gallertige äussere Sporen- oder Sporenmutterzellhäute sein, oder das Product des Zusammenfliessens solcher. Für viele in Ascis erzeugte Sporen ist es a priori wahrscheinlich, dass die Anhängsel und Gallerthöfe gleichfalls partielle Verdickungen der äussersten Membranschicht sind, oder in einer gelatinösen Beschaffenheit der ganzen äussersten Lage ihren Grund haben. Auch sprechen hierfür Sollmanns Angaben (Bot. Ztg. 1862 und 1863), die aber wegen der in ihnen herrschenden Verwirrung der ersten histiologischen Schulbegriffe unzuverlässig sind. Der Sack, welcher die Spore von Sph. Scirpi umgibt, ist entschieden die primäre äusserste Membranschicht, welche der Spore zuerst überall knapp anliegt und sich mit der Reife an den Enden zu den kegelförmigen Anhängen ausdehnt. Es kommen aber auch Anhängsel anderen Ursprungs vor. Tulasne (Carpol. I. p. 80) beobachtete bei seiner Sphaeria praecox fadenförmige Appendices, welche dadurch entstehen, dass die Sporen innerhalb des Ascus zu keimen beginnen, indem sie an den Enden Schläuche austreiben. Ein bemerkenswerthes Beispiel für das Vorkommen von Anhängseln zweierlei Art sind die Sporen von Sordaria fimiseda Not. In der ersten Anlage sind dieselben zarte, ovale, unten in einen cylindrischen Stiel ausgezogene, protoplasmareiche Zellchen. Unter steter Vergrösserung aller ihrer Theile tritt nun zuerst an beiden Enden eine weich gallertige und fein längsgestreifte Verdickung ihrer Membran auf, die in Form eines spitz conischen, meist hakig gekrümmten Fortsatzes nach aussen vorragt und mit der übrigen Spore an Grösse zunimmt. Hat die Spore ihre Ausdehnung vollendet, so rückt alles Protoplasma aus dem cylindrischen

unteren in den ovalen oberen Theil; letzterer grenzt sich von jenem dann durch eine Querwand ab, seine Membran erhält Verdickungsschichten und allmählich schwarzviolette Farbe, während jener unverändert als ein hyaliner cylindrischer Stiel mit der dunkeln Spore in Verbindung bleibt (vgl. Fig. 55).

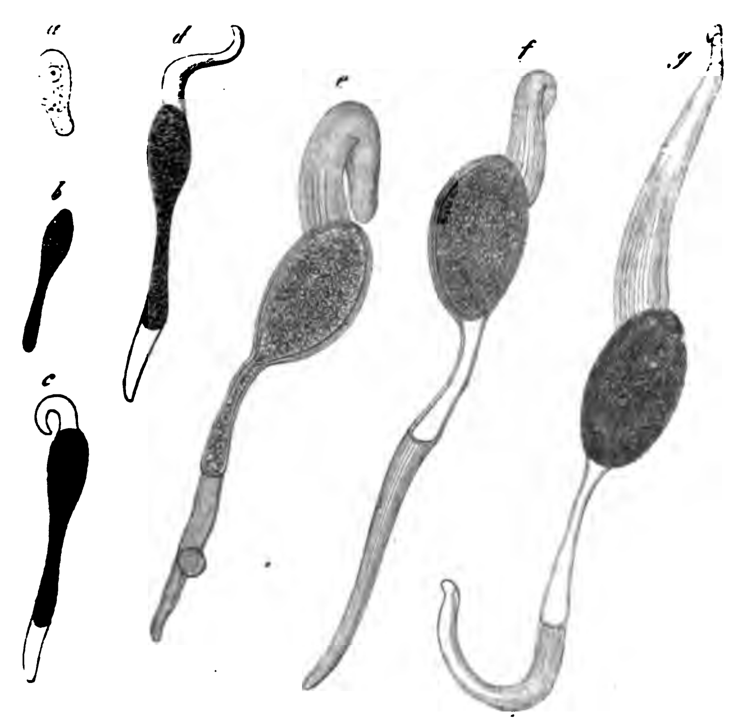


Fig. 55.

Von dem chemischen Verhalten der Sporenmembranen kennt man bis jetzt nur vereinzelte Thatsachen, an einer umfassenderen Bearbeitung fehlt es noch. Vielerlei Details hat Hoffmann (Pringsheims Jahrb. II. p. 308) zusammengestellt.

Die meisten Sporenmembranen sind nach der übereinstimmenden Angabe aller Beobachter durch ihre grosse Widerstandsfähigkeit gegen Zersetzung und gegen heftig einwirkende Agentien, zumal concentrirte Mineralsäuren ausgezeichnet. Viele werden selbst von concentrirter Schwefelsäure nur wenig angegriffen, durchschnittlich um so weniger, je intensiver sie gefärbt sind, und, was damit meist zusammenhängt, das Episporium meist weniger als das Endosporium. Andere quellen in der genannten Säure mehr oder minder stark oder verschwinden gänzlich. In sehr vielen Fällen ist Anwendung von concentrirter Schwefelsäure

Fig. 55. Sordaria fimiseda de Not. Entwickelung der Sporen, Entwickelungsfolge den Buchstaben entsprechend. Alle Figuren gleich stark, nämlich 390fach vergr. *a—f* aus frisch freigelegten unversehrten Ascis; *f* ausgewachsen, aber mit noch durchsichtiger, gelbbrauner Membran, oben der Keimporus deutlich. *g* reife, entleerte Spore, Membran dunkel schwarzviolett.

ein vortreffliches Mittel, um feinere Structurverhältnisse des Epispors deutlich zu machen, theils weil dieses in derselben durchsichtiger, theils weil die anderen Theile zerstört werden oder aus dem spontan berstenden oder leicht zu sprengenden Epispor austreten.

Durch kochende Kalilösung werden die gefärbten Episporien in der Regel mehr oder minder zerstört, die netzförmig verdickte Aussenmembran von Tuber aestivum nach Schacht (Anat. und Phys. II, 193) vollständig; ebenso die fein warzige äusserste Schicht vieler Uredineensporen (de Bary, Brandpilze). Die erwähnten Membranen gleichen daher in ihrem Verhalten gegen Reagentien den Cuticularschichten oder der Cuticula höherer Gewächse.

Mit wenigen, nachher zu nennenden Ausnahmen werden die Membranen der Sporen auch nach Maceration mit Kali oder Schulze'scher Mischung durch Jod und Schwefelsäure gelb oder gar nicht, nicht blau gefärbt: sie gleichen hierin der Mehrzahl der Pilzhyphen.

Das Gesagte gilt sowohl für die einzelnen, einfachen Sporen im strengen Sinne des Wortes, als für die Mutterzellmembranen zusammengesetzter.

Die Gallerthüllen und Anhänge und die übrigen gelatinösen Schichten, von denen schon die Rede war, verhalten sich gegen Reagentien den gleichnamigen Körpern anderer Organe und Gewächsclassen gleich. Sie sind in der Regel sehr vergänglich und werden rasch unkenntlich, wenn die Sporen in oder auf Wasser gesät werden.

Der Cellulose höherer Gewächse vollkommen gleich, auch gegen Jod und Schwefelsäure, verhält sich die ganze Membran der Sporen von Peronospora. Durch wässerige Jodlösung allein wird die ganze Sporenwand von Currey's Amylocarpus intensiv blaugefärbt, ebenso die Gallerthülle der Sporen von Xylaria pedunculata (s. Tul. carp. u. Ann. Sc. nat.) Bei den Sporen von Corticium amorphum Fr. (Fig. 45) färbt sich die der Cuticula anderer Sporen entsprechende äusserste fein stachelig warzige Schichte des Episporiums durch wässerige Jodlösung schön hellblau, durch Jod und Schwefelsäure dunkelblau; ihre Stachelchen nehmen an der Färbung Theil, die innere, mächtigere Schichte des Episporiums und das Endospor bleiben ungefärbt.

Der Inhalt (Kern, Nucleus nach Corda und Tulasne) der Pilzsporen besteht aus einer homogenen oder mit Körnern oder Fetttropfen verschieden reichlich durchsäten Protoplasmamasse. Er erscheint bei Betrachtung der einzelnen Spore mit dem Mikroskope in der Regel farblos, seltener (z. B. bei den meisten Uredineen rothgelb, bei Corticium amorphum rosa) gefärbt. Gegen Reagentien zeigt das Protoplasma, soweit die Untersuchungen reichen, das gleiche Verhalten wie anderwärts, eine ausführliche Beschreibung ist daher überflüssig.

Das Oel, welches es in vielen Fällen enthält, tritt häufig in Form grosser kugliger Tropfen auf: bei Peziza Acetabulum, Helvella elastica z. B. nimmt ein solcher, oft noch von kleineren umgeben die Mitte der Sporen ein. In vielen anderen Fällen sind kleinere Oeltröpfchen in dem Protoplasma regellos vertheilt, oder in ziemlich constanter Zahl an bestimmte Orte gestellt. Der bekannteste und auffallendste Fall dieser Art findet sich in den elliptischen Sporen von Peziza vesiculosa, Sclerotiorum, Helvella esculenta (Fig. 59) und anderen, welche in den Brennpunkten in der Regel je einen, seltner zwei Oeltropfen zeigen. (Bei P. tuberosa und hemisphaerica sah ich an denselben Punkten bei Anwendung von Jod runde

oder unregelmässige, vorher nicht sichtbare Körper auftreten, welche die rothbraune Epiplasmafarbe annahmen, während der übrige Inhalt gelb wurde).

Von den feineren Körnchen, welche das Protoplasma oft dicht erfüllen, dürfte gleichfalls ein grosser Theil aus Fett oder Oel bestehen, das emulsionsartig in der eigentlichen Protoplasmamasse vertheilt ist (vgl. Hoffmann, Pringsh. Jahrb. II. 308 u. f.).

Auch die Farbe der Uredineensporen (andere sind in dieser Hinsicht nicht genauer untersucht) rührt von einem gefärbten Oele her, welches die schon auf Seite 11 erwähnte Eigenthümlichkeit zeigt, durch Schwefelsäure (Zusatz von anderen Agentien ist gleichgültig) blaue, bald in Grün übergehende und verbleichende Farbe anzunehmen.

Ein Zellkern ist in den reifen frischen Sporen nur selten (Erysiphe Cichoracearum, Pilobolus) leicht und deutlich zu unterscheiden, selbst nicht in denen, wo er in der Jugend sehr in die Augen fällt und das Protoplasma nicht durch Körner oder grosse Oeltropfen getrübt ist, wie bei Ascobolus furfuraceus und den meisten der auf S. 102—104 genannten Discomyceten; allerdings gelingt es hie und da, sein Vorhandensein auch in den völlig reifen Sporen dieser Pilze nachzuweisen. Wie schon oben erwähnt wurde, sieht man in vielen acrogenen Sporen z. B. Hymenomyceten, Uredineen-Teleutosporen) in der Mitte des Protoplasmas einen kugeligen hellen Raum durchschimmern, von dem es noch unentschieden ist, ob er als Zellkern oder als Vacuole bezeichnet werden muss. Was bisher als Kern der Pilzsporen beschrieben ist, sind mit Ausnahme einiger von mir Ascomyc.) untersuchter Fälle, entweder Oeltröpfchen, deren wahre Natur und Verschiedenheit vom Zellkern etwas Aether leicht ins Klare bringt; oder es wird nach Corda's neuerdings von Tulasne adoptirter Terminologie, der ganze Protoplasmakörper der Spore Kern, nucleus genannt, eine Bezeichnung, die an sich recht gut, aber darum verwerflich ist, weil für die Zellen der Pilze doch nur die Terminologie gelten kann, welche auch für andere Zellen im Gebrauch ist. —

Der Inhalt der Sporen ist im frischen Zustande wasserreich und saugt, wenn trocken, aus feuchter Umgebung Wasser begierig ein. Unter dem Mikroskop erscheint eine frische im Wasser liegende Spore von ihm strotzend angefüllt. Beim Austrocknen schrumpft der Inhalt, und bei zartwandigen Sporen sinkt die Membran mit ihm ein, entweder unregelmässig, oder so, dass die vorher kugelige oder ovale Spore die Gestalt einer concavconvexen Linse erhält, deren Ränder sich oft noch einrollen, um dem Ganzen kahnförmige Gestalt zu geben. In manchen Fällen (bei Peziza abietina und in den Sporangien von Cystopus candidus nach Hoffmann, ferner Pez. melaena, Sordaria curvula n. sp., auch bei den in Ruhezustand übergegangenen Asci des Protomyces macrosporus) tritt in dem Inhalt austrocknender Sporen eine Luftblase auf. Dies rührt wenigstens in den drei letztgenannten von mir untersuchten Fällen daher, dass irgend ein Gas in der Inhaltsflüssigkeit die frischen turgiden Spore gelöst ist, und frei wird sobald der Wassergehalt des Inhalts in gewissem Grade vermindert wird. Denn die Luftblase tritt auch auf, wenn man auf die unter Wasser liegenden Sporen wasserentziehende Reagentien (Glycerin, Alkohol, Schwefelsäure) einwirken lässt und wird rasch kleiner, um bald zu verschwinden, wenn man genannte Reagentien wiederum durch Wasser ersetzt.

Litteratur,

der Bildung und Entwicklung der Sporen.

Organe, welche den Samen der Phanerogamen ähnlich zu neuen Individuen heranwachsen, wurden bis zu Tournefort's und Micheli's Zeiten (1707, 1729) den Pilzen entweder abgesprochen, oder man frug wenigstens nicht viel danach. Einzelne Stellen, welche von Pilzsamen reden, finden sich allerdings schon bei den Alten.

Man vergleiche hierüber besonders Ehrenberg, Ep. de Mycetogenesi. Tulasne, Sel. fung. carpologia. Prolegomena, Cap. I et IV.

Die Entwicklung der Sporen wurde zuerst vorzugsweise bei den grösseren Schwämmen untersucht. Micheli, Nov. plant. genera (1729) sah die tetradenweise Gruppirung der Sporen auf den Lamellen von Agaricis (l. c. p. 133. Tab. 73, 76), ohne jedoch ihre Befestigungsart zu erkennen; dagegen erkannte er deutlich die Asci von Tuber und die Sporen in ihnen (l. c. p. 221, Tab. 102). Bulliard (Champ. de Fr. 1791) erkannte die Sterigmen (filets), denen die Sporen der Hymenomyceten aufsitzen, O. F. Müller (Flora Danica, Fasc. XIV) hatte schon 1780 die Sporentetraden von Coprinus comatus vortrefflich dargestellt; Hedwig, Descript. etc. Musc. frond. (1788) entdeckte die achtsporigen Asci der Discomyceten; er selbst und die Autoren der nächstfolgenden Zeit fanden diese Organe allmählich bei der Mehrzahl der Ascomycetenordnungen; insonderheit beschreibt sie Persoon 1794 für Peziza, Helvella, Morchella, Ascobolus, Sphaeria, Geoglossum, in seinem epochemachenden Versuch einer systematischen Eintheilung der Schwämme, in Römer's neuem Magazin f. Bot. I. p. 62 u. f. Vergl. ferner Persoon, Icon. et descr. fungorum I. (1798) p. 6 u. p. 25. J. Hedwig, Theor. generat. et fructif. plant. Cryptog. Ed. 2. (1798); von Späteren Ditmar, in Sturm's D. Fl. III, 1 u. s. w.

Reproducirt sind viele Darstellungen dieser älteren Autoren in Nees v. Esenbeck, System der Pilze und Schwämme. Würzburg 1817.

Die Auffindung der Asci bei einer grösseren Anzahl von Pilzen führte zunächst zu der irrigen Annahme, alle höheren Schwämme, speciell die Hymenomyceten, seien mit solchen Organen versehen. Sie findet sich ausgesprochen seit Persoons citirtem »Versuch« und besonders Links observationes in Ord. plant. naturales I (Magazin d. Ges. naturf. Freunde. Berlin, 1809), bis in die neuere Zeit (Fries, Syst. mycolog. Epicrisis syst. mycolog., : und selbst, wenngleich undeutlich, in Abbildungen dargestellt (Vgl. Nees Syst. d. P.). Für ausführlichere historische Angaben verweise ich auf Berkeley's, Phoebus' und Léveillé's zu citirende Arbeiten.

Vittadini, Monogr. Tuberacearum (nach Tulasne, mir fehlt das Buch) entdeckte 1831 die Basidien bei Boletus und Hymenogaster, oder entdeckte sie von neuem. Allgemeiner erkannt und genauer studirt wurden sie aber erst, zunächst für die Hymenomyceten, seit den classischen gleichzeitigen Arbeiten Léveillé's, Recherches sur l'Hyménium des Champignons, Annales d. sc. nat. 2. Sér. Tom. VIII. (1837) und Berkeley's, On the fructification of Hymenomycet. fungi, in Ann. of Nat. Hist. Vol. I (1838) p. 80. Von diesen unabhängig erhielten Andere mit ihnen übereinstimmende Resultate, die jedoch später zur Veröffentlichung kamen:

Ascherson, in Wiegmanns Archiv 1838 und Frorieps Notizen, Band 50.

Phoebus, Ueber den Keimkörnerapparat d. Agaricinen u. Helvellaceen. Nov. Act. Acad. Natur. Cur. Vol. XIX, II. (1842).

Corda, Icon. fungorum Tom. III. p. 40 (1839); frühere Beob. Corda's sind daselbst erwähnt. Die Basidien der Gastromyceten lehrten zuerst Berkeley und Tulasne (s. pag. 94 genauer kennen; die der Tremellinen Tulasne erst in neuerer Zeit: Ann. Sc. nat. 3. Ser. Tom. XIX.

Von späteren Beobachtern der Basidien ist hier noch zu citiren Schmitz, Ueber Thelephora hirsuta etc. Linnaea Bd. 17 (1843).

Die Asci wurden gleichfalls genauer bekannt durch Léveillé und Phoebus (l. c.), ohne dass jedoch den Beobachtungen Früherer sehr Wesentliches hinzugefügt worden wäre. Mit der Structur des Hymeniums und dem Ursprung seiner Theile mussten sich die genannten Schriftsteller selbstverständlich auch beschäftigen; für die Gastromyceten wurde die Sache vorzugsweise durch Tulasne's neuere Arbeiten aufgeklärt (Fungi hypogaei). Bei den übrigen Schwämmen wurde jedoch bis in die neueste Zeit das zarte subhymeniale Gewebe übersehen oder misskannt. Schacht (Pflanzenzelle), Hoffmanns und meine Arbeiten, welche auf S. 74 citirt sind, haben es vollständiger als frühere beschrieben.

Von den einfacheren Pilzformen, den Hyphomyceten, stellt schon Micheli (N. gen. Tab. 91) die acrogenen Sporen bei Botrytis und Aspergillus als auf den Enden der Hyphen sitzend dar. Spätere geben lange Zeit hindurch theils ähnliche Darstellungen, theils konnte ihnen weder Ursprung noch Insertion der Sporen klar sein. Erst Corda's spätere Arbeiten, Fresenius' Beiträge, Bonorden (s. dessen allgem. Mycologie) fassten die Fragen nach der Entstehung der Sporen schärfer ins Auge. Auf diese Werke und auf die descriptive Litteratur muss hier verwiesen werden, bestimmte Wendepunkte traten in der Bearbeitung dieser Verhältnisse nicht ein.

Was die erst in neuerer Zeit bearbeitbar gewordenen feineren histiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Fragen betrifft, so ist die Sporenentwicklung in den Ascis, wie ich glaube, von mir am genauesten erforscht worden: Ueber die Fruchtentwicklung der Ascomyceten. Leipzig 1863, nachdem zahlreiche Vorarbeiten eine präcisere Fragestellung ermöglicht hatten, nämlich:

Nägeli, In Linnaea Bd. XVI, p. 257. Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft I, p. 45, Heft III u. IV. p. 23.

Schleiden, Grundzüge, 3. Aufl. II, p. 45.

Corda, Icon. fung. Vol. III, 38; V, 69, 74, 80.

Fresenius, in Flora 1847, p. 11.

Schacht, Pflanzenzelle, p. 52. Anat. u. Physiol. d. Pfl. I, p. 71, 73, 170.

Kützing, Philosoph. Botanik, p. 236.

Tulasne, Fungi hypogaei. Selecta Fungor. Carpol. I.

Hofmeister, in Pringsheims Jahrb. Bd. II, p. 378. (Tuber aestivum).

Sollmanns Beiträge zur Kenntniss der Sphaeriaceen (Bot. Zeitg. 1862 u. 1863) bringen aus oben angegebenen Gründen keine wesentliche Bereicherung unserer Kenntnisse.

Die Beschreibungen der Sporenbildung bei den Mucorinen stellen diese ähnlich wie die in den Ascis dar:

Corda, Icon. fung. II, p. 19.

Fresenius, Beiträge, p. 6.

Schacht und Hoffmann (l. citand.) betrachten die Sporangien dieser Pilze geradezu als Asci. Cohn (Entw. des Pilobolus, N. Act. Vol. XIII, Coemans, Monogr. du genre Pilobolus, in Mem. prés. de l'acad. Brux. Tom. XXX, und ich (Beitr. zur Morph. u. Phys. d. Pilze, p. 83) haben sie kurz beschrieben. Die Entwicklung der Sporen der Saprolegnieen und Peronosporeen findet sich (nebst ausführlicheren Citaten der älteren Litteratur) bei:

Pringsheim, Entwicklg. d. Achlya prolifera. N. Act. Acad. Nat. Cur. Vol. XXIII, p. 1.

A. Braun, Verjüngung p. 287.

de Bary, Bot. Zeitung, 1852, p. 473.

Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. I, 290. II, 205.

de Bary, Ibid. II, 169.

Schenk, Verhandl. d. phys. Ges. in Würzburg, Bd. IX.

B. Prévost, Mémoire sur la cause imméd. de la Carie ou charbon des blés. Montauban 1807. (Schwärmsporen von Cystopus).

de Bary, Ueber Schwärmsporenbildung bei Pilzen, Ber. d. Naturf.-Ges. Freiburg. Bd. II. p. 314. Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. XIII. Sur le développement de quelques Champ. paras. Ibid. 4. Sér. Tom. XX.

Auch die Sporenabschnürung wird von vielen neueren Autoren als ein Process freier Zellbildung aufgefasst, von dem in den typischen Ascis nur dadurch verschieden, dass die Tochterzellen in besonderen Ausstülpungen des Ascus entstehen. Vittadini (l. c.) lasst sogar die Spore der Hymeno- und Gastromyceten im Innern des Basidiums entstehen und zuletzt, in einer hernienartigen Ausstülpung der innern Membranschicht (Sterigma) eingeschlossen, nach aussen hervortreten; ähnlich ist die Ansicht von Montagne (Esq. org. etc.. Schleiden, Grundzüge, Band II, p. 38 (3. Aufl.). Schacht, Pflanzenzelle, p. 5?? Anat. u. Phys. d. Gew. I, p. 74, vertreten die oben genannte Meinung, und am schroffsten H. Hoffmann, Botan. Zeitg. 1856, p. 153 und in Pringsheims Jahrb. Band II, p. 303. Hier heisst es: »Ein Grundtypus, mannichfach variirend, kehrt immer wieder: die Sporen entstehen durch freie Zellenbildung im Innern von Mutterzellen (Schläuchen), welche bald mit ihnen verkleben (Phragmidium, Agaricus, Phallus) bald die Spore oder die Sporen nur locker umhüllen (Mucor, Peziza, Tuber etc.).« Nach den mitgetheilten Thatsachen und den hier nicht zu erörternden Grundbegriffen der Zellenlehre ist die Unhaltbarkeit dieser Ansicht unzweifelhaft. Berkeley (s. Ann. Mag. nat. Hist. vol. IX, 1842, p. 9, 283, Anm.) und Tulasne (ll. cc.) haben die hier im Texte vorgetragene Auffassung des Abschnürungsprocesses von jeher den entgegengesetzten Anschauungen gegenüber vertreten.

III. Ausstreuung der Sporen und Sporangien.

Die durch Abschnürung frei werdenden Fortpflanzungszellen der Pilze lösen sich von ihren Trägern los, wie S. 120 beschrieben wurde; sie werden vollends frei, wo, wie z. B. bei den Lycoperdaceen, Phalloideen, die Basidien nach vollendeter Sporenbildung völlig resorbirt oder in Gallerte umgesetzt werden. Ihre Aussaat wird, bei Fruchtträgern, welche ganz oder grösstentheils geschlossen bleiben, wie bei den meisten Gastromyceten, nur durch zufällige Erschütterung, Zerstörung, Zersetzung u. s. w. des sie umschliessenden Behälters möglich; eine wichtige Rolle müssen bei derselben die den Pilzen nachstellenden Thiere, zumal Insecten spielen. Von letzteren werden allerdings auch sehr oft die Sporen massenhaft gefressen und zerstört, ihre Membranen gehen, zu Cylindern zusammengeballt, mit dem Kothe der Thiere ab, und solche Cylinder sind zu wiederholten Malen als die charakteristischen Fructificationsorgane von Pilzen beschrieben werden, weshalb sie hier zur Warnung erwähnt sein mögen [1].

Wo die abgeschnürten Sporen auf offenen Fruchtlagern reichlicher Gallerte eingebettet sind, welche im Wasser bis zum Zerfliessen quillt, beim Trocknen fest wird, hängt ihre Ausstreuung selbstverständlich von dem Wassergehalte der Umgebung, im Freien vorzugsweise von den atmosphärischen Niederschlägen ab.

Auch bei nicht gelatinösen offenen Sporenlagern oder Behältern, in welchen die Sporen dicht gedrängt nebeneinander liegen, z. B. den Uredo-Lagern und Aecidien übt die Feuchtigkeit der Umgebung auf die Ausstreuung der Sporen einen erheblichen Einfluss aus. Werden die genannten Fruchtträger zur Zeit der Reife in wasserdunstgesättigte Luft gebracht und die Pflanzentheile, von welchen sie getragen sind, feucht gehalten, ohne dass jedoch das Fruchtlager selbst mit dem tropfbaren Wasser in Berührung kommt, so schwillt die reife Sporenmasse an und längstens nach einigen Stunden sind eine Menge Sporen über den Rand

1) z. B. Ditmar, in Sturms Flora, III, 1, Tab. 38. Corda, Icon. fung. VI, Tab. III, 40. Vgl. hierüber auch Tulasne, in Ann. sc. nat. 4. Ser. Tom. XI. p. 152.

des Lagers oder Behälters hinaus verbreitet. Der Grund dieser Erscheinung liegt wohl darin, dass die lufttrockenen reifen Sporen dunstförmiges wie tropfbar-flüssiges Wasser begierig aufsaugen und durch dasselbe bedeutend anschwellen, was leicht direct zu beobachten ist; dass daher, unter den oben genannten Bedingungen die ganze Sporenmasse an Volumen beträchtlich zunehmen, über den Rand des Lagers oder Behälters hinaus anschwellen und theilweise ausfallen muss. Die Turgescenz der Pflanzentheile, auf welchen sich die Uredineen entwickeln, mag fördernd mitwirken. In mässig feuchter oder trockner Umgebung fallen fortwährend einzelne, doch verhältnissmässig wenige Sporen von den Lagern oder Behältern ab.

Von den Fruchtlagern der Hymenomyceten und den Fruchthyphen der sporenabschnürenden Hyphomyceten lösen sich die reifen Sporen fortwährend los und fallen, falls sie nicht durch Gallerte festgehalten sind, ab. Es ist längst bekannt, dass das nach oben gekehrte Hymenium eines Hymenomyceten allmählich von freien Sporen bestäubt wird, und dass, wenn es nach unten gekehrt ist, die Sporen von ihm in Menge abfallen. Ihr Fall erfolgt theilweise in genau senkrechter Richtung, wie aus der bekannten Thatsache hervorgeht, dass auf einem unter dem frei stehenden Hymenium eines Agaricus befindlichen Blatt Papier die abgefallene Sporenmasse eine radiale Streifung zeigt, welche dem radialen Verlaufe der Lamellen des Agaricus genau entspricht.

Ausserdem findet aber bei den in Rede stehenden Pilzen eine Dispersion der Sporen in anderer Richtung als der des freien Falls statt. Wie schon Bulliard Champ. de Fr. I, p. 51) angibt und Hoffmann und de Seynes (l. c.) neuerdings bestätigt haben, fallen von einem nach unten gekehrten Agaricushymenium viele Sporen weit über die dem Hutrande entsprechende Linie hinaus nach aussen. Hofmann sah von Polyporus destructor in schwach bewegter Luft ganze weisse Wolken von Sporen rauchartig aufsteigen, »in vollständig abgeschlossener und völlig ruhender Luft gelangte dagegen keine Spore auf eine Glasplatte, welche nur $^3/_4$ Zoll über dem Pilze schwebte, während auf einer $2^1/_2$ Zoll unterhalb des Pilzes befindlichen Glastafel die Sporen über das Sechsfache des Pilzumfanges fast gleichmässig bis an den Rand bedeckten.« Andere Hymenomyceten verhielten sich im Wesentlichen ebenso.

Zur Erklärung dieser Erscheinungen dürfte eine bei sporenabschnürenden Hyphomyceten, zumal Peronospora, leicht zu wiederholende Beobachtung dienen. Die fruchttragenden Hyphen dieser Pilze sind im feuchten Zustande turgid, cylindrisch, im trocknen collabiren sie, zumal zur Zeit der Sporenreife, zu bandförmig-platter Gestalt und drehen sich dabei um so stärker um die eigene Längsachse, je stärker die Austrocknung ist. Sie sind höchst hygroscopisch, die geringste Aenderung in dem Dunstgehalt der umgebenden Luft, wie sie z. B. durch den Hauch des Beobachters hervorgebracht wird, lässt sofort Wechsel ihrer Turgescenz und Torsionen eintreten. Durch letztere werden die fruchttragenden Enden hin und her gequirlt und die darauf gereiften Sporen, wie sich leicht beobachten lässt, zur Seite geschleudert.

Soweit bis jetzt ermittelt werden konnte, zeigen die Sterigmen der Hymenomyceten ähnliche hygroscopische Erscheinungen und Drehungen, wie die beschriebenen, und auch in ruhender abgeschlossener Luft werden solche an den reifen Basidien immer auftreten, da ja in der Umgebung dieser durch das Her-

passiv; im Augenblick der Ejaculation löst er sich oft theilweise von der Membran los und wird manchmal ein Stück weit aus der Oeffnung hervorgestossen. Die Rissstelle selbst ist entweder der im Scheitel des Ascus vorgebildete, durch Gallerte verstopfte Porencanal (Peziza Sclerotiorum, tuberosa und Verwandte, vgl. p. 110), oder (Rhytisma acerinum) ein kurzes, das oberste Ende bildendes Spitzchen, oder der Scheitel des Ascus reisst mit einer zuvor nicht angedeuteten weiten und oft unregelmässigen Oeffnung auf (Pez. confluens, cupularis, Exoascus Pruni), oder der Riss erfolgt ringförmig dicht unter dem Scheitel, dieser wird somit als ein kleiner Deckel (Fig. 56) von der runden Oeffnung abgehoben (Helvella crispa, Peziza convexula, pitya, melaena, Acetabulum, und ebenso, aber keineswegs ausschliesslich, wie Crouan, Coemans, Tulasne angeben, Ascobolus).



Fig. 56.

Man kann den beschriebenen Ejaculationsprocess direct beobachten, wenn man Durchschnitte reifender Hymenien rasch in einen Wassertropfen unter das Mikroskop bringt, und der dargestellte Mechanismus desselben wird durch einige einfache Versuche und Beobachtungen erwiesen. Dass die Ascuswand elastisch und durch den Druck der Inhaltsflüssigkeit mechanisch gedehnt und gespannt ist, zeigt sich am deutlichsten, wenn man einen noch nicht geplatzten reifen oder nahezu reifen Ascus quer durchschneidet. Die dem Schnitt nächstliegenden Sporen werden alsdann aus diesem sofort ausgetrieben, die Wand des Schlauches zieht sich zu einem viel kleineren, den obigen Angaben entsprechenden Umfang zusammen; während sie ursprünglich von den Sporen weit abgestanden hatte, legt sie sich diesen jetzt eng an oder schnürt sich selbst zwischen je zweien ein; sie bleibt dabei glatt und nimmt an Dicke deutlich zu, an dem oberen Ende der Asci von P. tuberosa, Sclerotiorum und ähnlichen um mehr als das Doppelte, die Schichtung und der Porencanal werden bei diesen Arten erst nach der Oeffnung des Ascus (oder der gleich zu erwähnenden Manipulation) deutlich. Vermindert man an intacten Ascis die Menge und Spannung der Inhaltsflüssigkeit durch langsame Einwirkung wasserentziehender Reagentien, wie Alkohol, Glycerin, so zieht sich der Ascus auf ein kleineres Volum zusammen, sein Scheitel tritt unter das Niveau der Hymenialfläche, die Dicke der Membran steigt mit der Verminderung des Volumens bis zu dem bei der Durchschneidung sofort eintretenden Maximum. Umgekehrt wird die Ejaculation dadurch beschleunigt, dass man die Asci in Wasser legt, also die Möglichkeit endosmotischer Wasseraufsaugung herstellt oder dass man den Druck auf die Membran von aussen her (durch Auflegen oder Aufpressen eines Deckglases) steigert. Die Ejaculation tritt bei diesen Versuchen auch an Ascis ein, welche noch nicht die Ausdehnung völlig reifer erreicht haben; sie erfolgt um so rascher und energischer je näher die Asci dem Maximum der Spannung sind. Nach dem Gesagten muss

Fig. 56. Ascobolus furfuraceus P. Stück eines Durchschnitts durch das Hymenium, 195fach vergr. *h—h* die durch die Enden der Paraphysen (*p*) bezeichnete Hymeniumoberfläche. *a* junger Ascus. *b* fast reifer, über *h—h* vorragend. *c* eben solcher, der sich während der Beobachtung entleert und verkürzt hat, mit offenem Deckel an der Spitze.

auch in dem intacten frischen Hymenium die Ejaculation beschleunigt werden durch Vermehrung des von Aussen auf die Seiten der Asci einwirkenden Druckes, und dieser steigt mit der Einschiebung neuer Asci zwischen die erst vorhandenen und mit dem Wassergehalt der Hymenien; wenigstens alle mit Paraphysen versehenen Discomycetenhymenien quellen in Wasser in der Richtung ihrer Fläche gewaltig und in weit höherem Maasse als das Gewebe ihrer Träger auf.

Die Sporen von Protomyces macrosporus werden durch den gleichen Mechanismus, welcher eben beschrieben wurde, ejaculirt. Die Rissstelle ist an der Membran des kugeligen Ascus nach der Bildung der Sporen in Form eines breiten Tüpfels oder einer verdünnten Stelle zu erkennen, und die Sporen rücken, indem sie sich, wie oben beschrieben wurde, zusammenballen, dicht unter dieselbe (vgl. Fig. 41).

In reifenden Hymenien von Peziza, Helvella, Morchella, Bulgaria, Exoascus und jedenfalls der Mehrzahl, wo nicht allen übrigen Discomyceten, werden fortwährend einzelne Asci successive entleert. Befindet sich der Pilz in abgeschlossener feuchter Luft, so findet man auf einer über oder neben das Hymenium gebrachten Glasplatte nach kurzer Zeit einzelne Sporen, meist zu je 8 in einem Flüssigkeitströpfchen liegend, und allmählich wird die Platte mit Sporen immer dichter bestreut. Ausser dieser allmählichen Entleerung zeigen viele Discomyceten die Eigenthümlichkeit zu stäuben, d. h. plötzlich eine ganze Wolke von Sporen auszustossen, wenn man sie bewegt, oder den Behälter öffnet, in dem sie aufbewahrt werden. Das Stäuben hat selbstverständlich in der gleichzeitigen Entleerung zahlreicher Asci seinen Grund. Die Pilze, welche die Erscheinung zeigen — Peziza Acetabulum, Sclerotiorum, Helvella crispa dienten mir vorzugsweise zu meinen Versuchen — stäuben nicht, wenn man sie feucht und in wasserreicher, ruhiger, durch eine Glasglocke abgeschlossener Luft cultivirt; es erfolgt unter diesen Bedingungen nur die stetige allmähliche Entleerung. So lange der Pilz von abgeschlossener wasserreicher Luft umgeben bleibt, tritt auch bei noch so starker Erschütterung kein Stäuben ein, mag der Pilz im Dunkeln oder im Tageslicht gehalten, oder aus der Dunkelheit plötzlich in das diffuse oder directe Sonnenlicht gebracht werden. Dagegen stäubt der Pilz, sobald er aus dem feuchten Raum in die trockene Zimmerluft gebracht wird. Ist das Hymenium nur mässig feucht, so dass es von den vorstehenden reifen Schlauchspitzen matt bereift oder fein flaumig aussieht, so tritt das Stäuben wenige Secunden nach Entfernung der Glasglocke oder sonstigen Bedeckung ein. Wurde der Pilz sehr nass gehalten, so ist das Hymenium von einer dünnen Wasserschicht überzogen, daher mehr oder minder glänzend und dunkler gefärbt als im mässig feuchtem Zustand. Das Stäuben erfolgt an solchen Hymenien erst dann, wenn die Wasserschicht abgedunstet und das matt-flaumige, heller gefärbte Aussehen eingetreten ist. Mann kann es beschleunigen, wenn man die Verdunstung beschleunigt. Auch ohne Abschliessung in feuchter Luft stäuben nasse Hymenien nicht.

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass Austrocknung die bedingende Ursache des Stäubens ist. Da letzteres bei nicht nassen Hymenien in dem Augenblicke eintritt, wo die trockne Luft mit dem Pilze in Berührung kommt, so kann die Austrocknung nicht dadurch das Stäuben verursachen, dass sie etwa ein Schrumpfen, eine Contraction des ganzen Pilzes oder Hymeniums und durch

dieses eine Vermehrung des auf die Asci von aussen wirkenden Druckes hervorbringt. Es ist kaum denkbar, dass solches in irgend erheblichem Maasse in einer oder wenigen Secunden eintreten kann, und durch einfache Versuche und Messungen, überzeugt man sich leicht, dass der von aussen wirkende Druck, unter welchen die Asci stehen, bei länger dauernder Austrocknung anfangs nicht vermehrt wird und später bedeutend abnimmt, dass er vielmehr in dem Maasse steigt, als das Hymenium Wasser aufsaugt.

Die Austrocknung kann daher nur dadurch das Stäuben verursachen, dass sie die Rissstellen der über die Hymenialfläche vorstehenden reifen Schlauchenden sprengt; sei es indem sie eine Verminderung des Umfanges oder der Dehnbarkeit der Seitenwand bewirkt und somit den Druck der Inhaltsflüssigkeit auf die Rissstelle erhöht; sei es indem sie die Widerstandsfähigkeit der Rissstelle gegen den gleichbleibenden Druck aufhebt. Die Richtigkeit dieser Erklärung wird durch die Beobachtung erwiesen, dass die Ejaculation auch dann erfolgt, wenn man auf reife, freipräparirte, in wenig Wasser liegende Asci plötzlich wasserentziehende Reagentien (Alkohol, Glycerin) einwirken lässt.

Nach dem Gesagten ist es wohl unzweifelhaft, dass Bewegungen und Erschütterungen auf das Stäuben nur insofern Einfluss haben, als sie das Abtrocknen beschleunigen. Man kann ein Hymenium, welches eben gestäubt hat, öfters zu abermaligem Stäuben bringen, wenn man den Pilz rasch hin und her bewegt und hierdurch die noch minder vollkommen reifen Asci zum Platzen bringt. Dann aber, und oft schon nach dem ersten Stäuben, ist eine Ruhe von wenigstens mehreren Stunden nothwendig, um so viele neue Asci zur Reife kommen zu lassen, dass das Stäuben beobachtet werden kann.

Die Erscheinung des Stäubens fehlt manchen Discomyceten gänzlich: so konnte ich sie z. B. nicht hervorrufen bei Peziza pitya, confluens, Morchella esculenta, Exoascus Pruni; bei den meisten tritt sie allerdings leicht ein, ausser bei den schon genannten Arten habe ich sie selbst beobachtet bei Peziza melaena, tuberosa, cyanoderma (de Bary, Rab., Fung. Eur. 516) aurantia, cupularis, badia, Rhytisma acerinum. Viele andere Beobachtungen finden sich seit Micheli aufgezeichnet.

Bei Ascobolus findet, soweit die Beobachtungen an A. furfuraceus reichen, keine successive, sondern nur gleichzeitige Entleerung sämmtlicher reifer Asci des Hymeniums, also Stäuben statt. Sowohl der Mechanismus der Entleerung als die Bedingungen des Stäubens sind die gleichen, welche für die anderen Discomyceten angegeben wurden, nach Coemans soll ausserdem die Entleerung durch Lichtabschluss verzögert werden, was jedoch noch genauer festzustellen bleibt. Die Spitzen der reifen Asci ragen bei A. furfuraceus weit über die Hymenialfläche vor, sie enthalten die dunkelvioletten Sporen und erscheinen dem blossen Auge als dunkle, fast schwarze über die Hymenialfläche zerstreute Punkte. Im Momente des Stäubens verschwinden diese; die leeren Schlauchenden ziehen sich sofort unter das Niveau des Hymeniums zurück, auf der Oberfläche dieses ist keine Spur der Asci mehr zu sehen: Diese Erscheinungen haben die oben schon erwähnte Angabe veranlasst, dass die ganzen Schläuche bei Ascobolus aus dem Hymenium aufgeschleudert würden.

Sowohl bei der successiven Entleerung als beim Stäuben werden die Spo-

ren oft weit weg geschleudert, z. B. bei Bulgaria inquinans und Protomyces macrosporus 1—2 Cm. weit senkrecht nach oben, bei Exoascus Pruni 1 Cm. weit, bei den stark stäubenden Pilzen, wie Peziza vesiculosa, acetabulum, Helvella crispa auf eine Entfernung von 6 Cm. und darüber; bei Rhytisma acerinum nur auf einige Millimeter. Die Bewegungen des Stäubens verursachen bei grossen und stark stäubenden Hymenien ein Geräusch, was schon von Desmazières angegeben, neuerdings von Anderen bezweifelt worden ist. Bei kräftigen Exemplaren von Peziza Acetabulum und Helvella crispa habe ich es öfters als ein sehr vernehmliches Zischen gehört.

Ich habe in obiger Darstellung die Fragen, welche Zusammensetzung die Inhaltsflüssigkeit des Ascus hat und auf welchem Wege ihre beträchtliche Vermehrung erfolgt, unberührt gelassen, weil ihre Beantwortung zur Zeit unsicher und jedenfalls nicht leicht ist.

Was den ersten Punkt betrifft, so ist bemerkenswerth, dass zur Entleerung reife Asci, welche in Alkohol oder Zuckerlösung oder Glycerin zur Zusammenziehung gebracht sind, sich nie auf das frühere Volumen, und oft überhaupt kaum merklich wieder ausdehnen, wenn man sie wiederum in Wasser bringt. Hiernach kann zunächst keine in Wasser quellende Substanz die Dilatation der Asci verursachen, der Inhalt muss eine wirkliche Flüssigkeit sein; und diese kann ferner keinen Körper von hohem endosmotischen Aequivalent gelöst enthalten; wenigstens ergeben sich diese Folgerungen, wenn man die Annahme ausschliesst, dass durch die genannten wasserentziehenden Reagentien Permeabilität oder Dehnbarkeit der Schlauchwand verändert werde, eine Annahme, für welche in der That kein Grund vorliegt. Eiweiss oder Zucker, an die zuerst gedacht werden könnte, liessen sich auf mikrochemischem Wege bis jetzt im reifen Ascus nicht nachweisen, es scheint, als bestehe die Inhaltsflüssigkeit fast ausschliesslich aus Wasser. Nach dem Mitgetheilten kann dieses nicht durch endosmotische Einsaugung in den Schlauch gelangen; ob es von dem subhymenialen Gewebe aus in den Schlauch eingepresst wird, oder als Umsetzungs- (Oxydations-) product des zur Sporenbildung nicht verbrauchten Protoplasma und Epiplasma entsteht, bleibt zu untersuchen.

Von den beschriebenen Vorgängen bei den Discomyceten sind die bekannten Erscheinungen der Sporenentleerung bei den Pyrenomyceten verschieden. Es muss hier unterschieden werden zwischen der Befreiung der Sporen aus dem Schlauche und ihrer Ausleerung aus dem Perithecium.

Die erstere erfolgt in einer Reihe von Fällen dadurch, dass die reife Schlauchwand die Beschaffenheit einer in Wasser zerfliessenden Gallerte annimmt, und zwar entweder die ganze Wand (Nectria) oder zunächst der mittlere Theil derselben, während die Spitze und Basis an der Desorganisation nicht oder erst spät Theil nehmen (Claviceps, auch Lophium, nach Tulasne).

Bei anderen, wie es scheint zahlreichen Sphaeriaceen mit quellbarer, zweischichtiger Schlauchwand (vgl. S. 109), zeigt der reife Ascus eigenthümliche Veränderungen wenn er in Wasser gebracht wird. Die äusserste Schicht seiner Membran reisst plötzlich an dem Scheitel durch und die innere streckt sich, aus ihr hervortretend, auf etwa die doppelte bisherige Länge; die Breite des Ascus bleibt dabei unverändert oder nimmt in geringem Maasse zu, die ums doppelte vergrösserte Membran behält ohngefähr die gleiche Dicke wie vor der Streckung,

sie muss daher in der Richtung ihrer Oberfläche aufquellen, unter gleichzeitiger Vermehrung der Inhaltsflüssigkeit. Die Sporen rücken während der Streckung in den oberen Theil des Schlauches. Bei einer Anzahl von Arten, wie Sphaeria Scirpi (Pringsheim, Jahrb. I, 189) Sph. inquinans Sollm. (Bot. Ztg. 1863, p. 202 Sph. Lemaneae Cohn u. a. reisst die Membran des gestreckten Schlauches alsbald im Scheitel auf, die oberste Spore wird in die enge Oeffnung eingepresst und alsbald weit weggeschleudert. In derselben Weise werden die übrigen Sporen, eine nach der anderen binnen wenigen Minuten entleert. Nach jeder Ejaculation verkürzt sich der Schlauch etwas; ist eine neue Spore in die Oeffnung eingepresst, so folgt wiederum Ausdehnung desselben, nach Auswerfung der letzten Spore verkürzt er sich um $^1/_3$ seiner Länge unter bedeutender Quellung seiner Membran in die Dicke. Es ist klar, dass dieser Process durch das Zusammenwirken endosmotischer Vermehrung der wässerigen Inhaltsflüssigkeit und des Verkürzungsbestrebens der elastischen Schlauchwand zu Stande kommt. Bei einer anderen Anzahl von Arten (z. B. Pleospora herbarum. (Fig. 57). Cucurbitaria Laburni erfolgt an dem ebenso gestreckten Ascus eine Ejaculation nicht oder nur selten. Seine Membran quillt vielmehr zu einer alsbald ganz verschwommenen Gallerte auf, welche die Sporen und den collabirenden Primordialschlauch einhüllt. Die Quellung tritt um so rascher ein, je reifer der Ascus: bei völlig reifen oft schon wenige Minuten nach der Streckung. Unreife Ascis zeigen oft nur letztere Erscheinung, ohne dass selbst nach 24—36 stündigem Liegen im Wasser Quellung einträte.

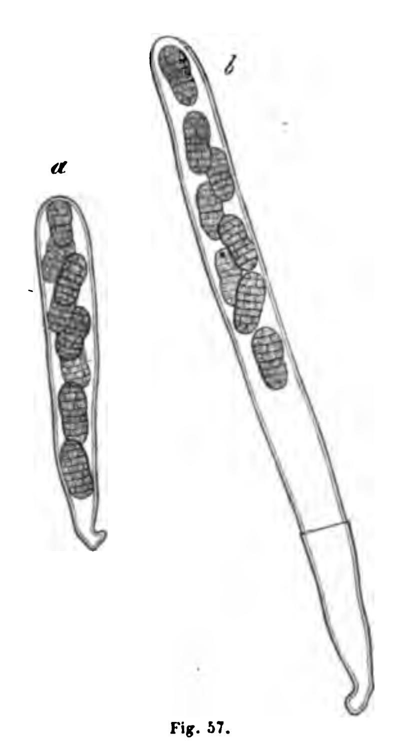


Fig. 57.

Wo die Asci in eine Gallertmasse zerfliessen, wird diese sammt den ihr eingebetteten Sporen in Form eines Gallerttropfens oder einer zäh gelatinösen Ranke aus der engen Perithecienmündung hervorgepresst, sobald der Pilz aus feuchter Umgebung Wasser aufsaugt und die Gallerte hierdurch aufquillt. So z. B. bei Nectria cinnabarina; Pleurostoma Tul. Sph. fusca (Hoffmann); bei anderen Formen, N. inaurata Berk., N. Lamyi Not. scheint selbst diese Form der Entleerung nur ausnahmsweise vorzukommen und die sporenführende Gallerte erst durch allmähliches Zerfallen der reifen Perithecienwand frei gelegt zu werden (Janowitsch, Bot. Ztg. 1865). Der beschriebene Ent-

Fig. 57. Pleospora herbarum Tul. (grosse Form). *a* reifer Ascus (mit vielgliedrigen zusammengesetzten Sporen) frisch aus dem Perithecium genommen. *b* derselbe nach Einwirkung des Wassers: Innenschicht gestreckt, Aussenschicht durchrissen, Bei diesem Exemplar erfolgte Ejaculation nach Art von Sph. Scirpi; meist unterbleibt dieselbe bei vorliegender Species. — Vergr. 195.

leerungsvorgang ist der gleiche wie der für solche Conceptakeln längst bekannte, in denen von Gallerte umhüllte Sporen durch Abschnürung frei werden (Spermogonien und Pycniden von Pyrenomyceten).

Andere Pyrenomyceten ejaculiren ihre Ascosporen aus der Perithecienmündung auf eine Entfernung von 1 Millim. und mehr und zeigen selbst in geringem Masse die Erscheinungen des Stäubens. Tulasne erwähnt dieses für Hypoxylon-Arten und Claviceps; es scheint auch bei anderen Sphaeriaceen vorzukommen. Die Erklärung dieser Erscheinung findet in der geringen Weite der Perithecienmündungen Schwierigkeiten und bedarf jedenfalls noch genauerer Untersuchungen. Wo die Entleerung der Asci in der Art von Sph. Scirpi ruckweise und mit einer gewissen Gewalt erfolgt, lässt sich die Sache erklären, wenn man bedenkt, dass die Spitzen der reifen Schläuche dicht unter der Perithecienmündung stehen und dass etwa in dem Mündungscanale hängen bleibende Sporen durch nachfolgende fortgestossen werden können.

Das Stäuben beobachtete ich bei Claviceps, wo eine Ejaculation an den freipräparirten Ascis nicht beobachtet wird, diese sich vielmehr in ihrer Mitte gallertig auflockern und somit der obere Theil sammt den zu einem Bündel vereinigten stabförmigen Sporen von dem subhymenialen Gewebe losgelöst wird. Bringt man reife Fruchtträger dieser Pilze aus der feuchten Umgebung, in der sie sich ausbilden, in trockene Luft, so sieht man alsbald die Sporenbündel wie zarte, glitzernde Nädelchen aus den Perithecien hervorstäuben. Die Erscheinung dauert ziemlich lange. Man überzeugt sich nun leicht, dass das saftige Gewebe der Peritheciumwände an der trockenen Luft sofort stark zu schrumpfen und sich zusammenzuziehen anfängt. Der der Luft nicht unmittelbar ausgesetzte gallertige Inhalt des Peritheciums wird dagegen langsamer seinen Wassergehalt vermindern und abschwellen, er muss daher durch die schrumpfende Wand einen steigenden Druck erleiden, und in diesem dürfte der Grund des gewaltsamen Auswerfens der losgelösten reifen Sporenbündelchen zu suchen sein.

Eine kleine Anzahl von Pilzen, von Tode (fung. Meckl.) fungi ejaculatorii genannt, zeichnet sich aus dadurch, dass zur Zeit der Reife der ganze sporenführende Behälter weggeschleudert wird.

Ausser dem jetzt durch Fries (S. veget. Scand. p. 439) von den Pilzen zu den Insecten verwiesenen Atractobolus Tode's gehört hierher zunächst die von Fries den Pyrenomyceten angereihte Gattung Thelebolus (Th. stercoreus, Th. terrestris). Ein mohnsamengrosser, einem Sphaeria-Perithecium ähnlich sehender rundlicher Körper, von gelber Farbe bei Th. stercoreus, trägt auf seinem Scheitel einen kleinen kugeligen Sporenbehälter, welcher zur Zeit der Reife mit Gewalt fortgeschleudert wird. Ueber die Structur des Pilzes und den Mechanismus der Ejaculation ist durchaus nichts Genaueres bekannt, und die getrockneten Exemplare welche ich untersucht habe, gaben keinen Aufschluss.

Die zweite hier zu erwähnende Gattung ist Pilobolus Tode, von der Coemans (Mém. cour. de l'Acad. roy. de Belg. Tom. XXX) neuerdings eine gute Monographie geliefert und die umfangreiche Litteratur zusammengestellt hat. Der Fruchtträger dieser den Mucorinen zugehörenden Pilze besteht aus einer gestreckten, in der Mitte eingeschnürten oder schmal-cylindrischen, oben und unten blasig aufgetriebenen, einige Millimeter langen Zelle, welche dem ver-

kehrt kegelförmigen erweiterten Ende eines Myceliumzweiges aufsitzt und auf ihrem etwas verschmälerten Scheitel die abgeplattet-kugelige violettschwarze Sporenmutterzelle trägt. Letztere ist zur Zeit der Reife von der Tragzelle abgegrenzt durch eine Scheidewand, welche in Form eines stumpfen Kegelmantels oder Cylinders ins Innere des Sporangiums vorspringt (vgl. Fig. 58). Die Wand des letzteren ist im Uebrigen geschichtet und in verschiedenen Regionen verschieden gefärbt, wie bei Coemans ausführlich beschrieben ist; sie lässt sich vor der Reife unter Wasser von dem Träger derart lostrennen, dass dieser durch die in seine Wand continuirlich übergehende untere Schichte der Scheidewand (die cloison sous-globulaire Coemans') geschlossen bleibt. Zur Zeit der völligen Reife wird endlich das ganze Sporangium plötzlich weggeschleudert, und zwar auf eine Höhe, welche nach Coemans' Messungen 105 Cm. erreichen kann. Der Mechanismus dieses Schleuderns ist dem für die Ejaculation der Discomycetensporen beschriebenen im Wesentlichen gleich. Die Tragzelle ist vor der Abwerfung des Sporangiums strotzend mit wässeriger Flüssigkeit (innerhalb einer mächtigen Protoplasmaschichte) erfüllt, ihre Membran gedehnt und elastisch, wie Durchschneidungen leicht zeigen. Von dem Mycelium aus wird die Menge der Flüssigkeit in der Tragzelle und hierdurch die Spannung der Theile fortwährend vermehrt, bis endlich die Membran dicht unter der Basis des Sporangiums ringförmig durchreisst. In demselben Augenblick wird, auf die nämliche Weise wie bei den Discomycetenascis, aus der Oeffnung ein Theil der Inhaltsflüssigkeit hervorgespritzt, und durch diese das Sporangium fortgetrieben. Das Sporangium bleibt während dieser Vorgänge geschlossen, die Sporen werden erst durch spätere Zerstörung seiner Wand frei. Die Tragzelle zieht sich, wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, im Momente der Ejaculation auf einen bedeutend kleineren Umfang zusammen. Nicht selten behält sie dabei glatte Oberfläche und man sieht alsdann aus der weiten runden Oeffnung ihres oberen Endes einen immer grösser werdenden Wassertropfen hervortreten — eine Erscheinung, welche die oben ausgesprochene Behauptung, dass von dem Mycelium aus Wasser in die Tragzelle eintritt, begründet, und zeigt, dass dieses in die Tragzelle eingepresst wird. Sehr bald sinkt übrigens die geöffnete Zelle zusammen und geht zu Grunde. Die ringförmige Rissstelle des Sporangiumträgers ist schon vor dem Platzen in Form einer zarten, scharfen Linie erkennbar. Das Abwerfen der Sporangien wird bestimmt oder doch in hohem Grade befördert durch die Einwirkung des Lichtes, wie Coemans ausführlich nachgewiesen hat. Im gewöhnlichen Entwickelungsverlauf beginnt die Entwickelung der Träger Mittags oder Nachmittags, wird sammt der Sporangien- und Sporenbildung Nachts vollendet, und das Abwerfen erfolgt am folgenden Morgen, um so eher, je heller die Beleuchtung. Pilobolus oedipus Mont. zeigt diese Periodi-

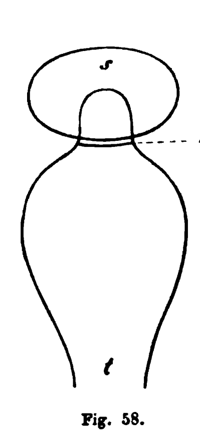


Fig. 58.

Fig. 58. Pilobolus crystallinus. Schematische Ansicht. *t* oberes Ende der Tragzelle *s* Sporangium. *r* die dicht unter der unteren Grenze des Sporangiums verlaufende ringförmige Rissstelle.

cität minder regelmässig, als P. crystallinus. Wärme und Trockenheit wirken eher hemmend als fördernd auf die Abwerfung ein. Die Sporangienträger von Pilobolus zeigen überaus starke Lichtkrümmungen; nach dem was man über den Mechanismus dieser Krümmungen überhaupt kennt, ist wohl anzunehmen, dass der Lichteinfluss das Abwerfen in sofern fördert, als er die Dehnbarkeit der Membran des Trägers vermindert.

Drittens ist hier zu nennen die seit Micheli viele Male beschriebene Gattung Sphaerobolus Tode, kleine, etwa senfkorngrosse Gastromyceten, deren Bau von Corda (Icon. V, 66) und Bonorden (Bot. Ztg. 1851, p. 22), deren Basidien durch Bonorden l. c. und Tulasne (Fung. hypog. tab. XXI) beschrieben sind. Die ausgebildete Peridie von Sphaer. stellatus lässt eine äussere, eine mittlere und eine innere Schicht unterscheiden, letztere ist, als die Sporen unmittelbar umschliessend, Sporangie genannt worden. Der Beschreibung zufolge reissen zur Zeit der Reife die beiden äusseren aneinanderliegenden Schichten der Peridie am Scheitel sternförmig in sieben bis neun Lappen auf, einen Napf mit gezacktem Rande bildend, in dessen Grunde, so lange der Pilz hinreichend feucht ist, die kugelige braune Sporangie liegt. Wird aber die Feuchtigkeit durch Verdunstung vermindert, so stülpt sich die Mittelschicht der Peridie nach oben und aussen plötzlich empor, wird glockenförmig und schleudert die Sporangie oft einige Zoll weit fort. — Welche Veränderungen und mechanische Verhältnisse hierbei stattfinden, ist nirgends genauer angegeben; die ganze Entwickelungsgeschichte dieses interessanten Pilzes bedarf dringend einer neuen gründlichen Bearbeitung.

IV. Keimung der Sporen.

Unter den später zu besprechenden geeigneten Bedingungen, von denen hier nur einstweilen das Vorhandensein einer Quantität tropfbar flüssigen oder dunstförmigen Wassers erwähnt werden möge, tritt die Weiterentwickelung, Keimung der reifen Spore ein. Dieselbe ist zur Zeit für zahlreiche Repräsentanten der meisten Ordnungen und Familien der Pilze bekannt, so dass nur diejenigen grösseren Gruppen hervorzuheben sind, deren Angehörige bis jetzt den Keimungsversuchen beharrlich widerstanden haben; nämlich die Gastromyceten (mit Ausnahme von Lycoperdon constellatum Fr., verrucosum Rupp, Bovista plumbea P., Cyathus striatus W., wenn Hoffmanns Angaben, Bot. Ztg. 1859, p. 217, zuverlässig sind), Elaphomyces, Onygena, die Tuberaceen mit Ausnahme von Balsamia (vgl. Tulasne, fung. hypog.), die muthmasslichen Sporen gewisser Protomyces- und Physodermaformen (vgl. de Bary, Beitr. zur Morphol. d. Pilze I). Von vielen einzelnen Species und Sporenformen konnte allerdings die Keimung noch nicht gefunden werden; ihre ausführliche Aufzählung wird jedoch durch die bekannte Keimung verwandter Formen überflüssig gemacht. Von den constant nicht keimenden Spermatien wird im nächsten Capitel die Rede sein.

Nach den morphologischen Vorgängen lassen sich vier, allerdings vielfach durch Uebergänge mit einander verbundene Hauptformen der Keimung unterscheiden:

1) Austreibung von Keimschläuchen oder Keimfäden.

2) Bildung eines Vorkeims (Promycelium Tulasne), welcher sofort secundäre Sporen (Sporidia Tulasne) abschnürt;

3) Sporidienbildung durch hefeartige Sprossung;

4) Keimungen, welche durch Theilung der Spore mittelst Scheidewänden eingeleitet werden.

Die erste Form ist die häufigste und seit Prévosts Mémoire sur la carie und Ehrenbergs Epistola de Mycetogenesi unzählige Male mehr oder minder genau beschrieben worden. Sie findet sich zunächst bei allen Schwärmsporen: sobald dieselben zur Ruhe gekommen und mit einer Membran versehen sind, treiben sie nach einer oder zwei Seiten hin einen Keimschlauch (s. oben Fig. 52), dessen Membran die unmittelbare Fortsetzung der Sporenmembran ist und der sich im Uebrigen denen der unbeweglichen Sporen gleich verhält. Diese (Fig. 59) schwellen bei der Keimung zuerst durch Wasseraufnahme an und treiben alsbald nach einer, oder häufig nach zwei entgegengesetzten, manchmal nach mehreren Seiten eine schlauchförmige Ausstülpung — Keimschlauch, Keimfaden, welche sich durch Spitzenwachsthum verlängert, häufig verzweigt, und bei geeignetener Ernährung continuirlich zu einem endlich wiederum fructificirenden Mycelium heranwächst. Der Keimschlauch wird von einer Fortsetzung der innersten Sporenmembranschicht bekleidet. Selbst da, wo die Sporenmembran vor der Keimung zart und ohne deutliche Sonderung in Endospor und Epispor ist, sieht man oft deutlich die zarte Wand des Keimschlauches sich in die Innenfläche der Sporenhaut fortsetzen, z. B. Acrostalagmus, Penicillium, etc. Auch derbere Endosporien stülpen sich nicht ganz zur Keimschlauchmembran vor, sondern nur ihre innerste, die äusseren durchbrechende Schichte (z. B. Uredosporen). Bei deutlich entwickeltem Episporium bricht der Keimschlauch aus diesem hervor, dasselbe entweder an vorher nicht besonders ausgezeichneten Punkten perforirend oder klappig sprengend; oder aber aus den vorgebildeten Tüpfeln austretend, welche oben als Keimporen bezeichnet worden sind. In dem Inhalte der Spore verschwinden mit dem Beginn der Keimung die grösseren Oeltropfen, indem sie entweder völlig aufgelöst werden, oder in kleine Körnchen zerfallen, die sich in dem Protoplasma vertheilen. Der Zellkern wird, wo er vorher sichtbar war, mit der Keimung stets unkenntlich. Von dem Beginne der letzteren an treten in dem Protoplasma der Spore Vacuolen

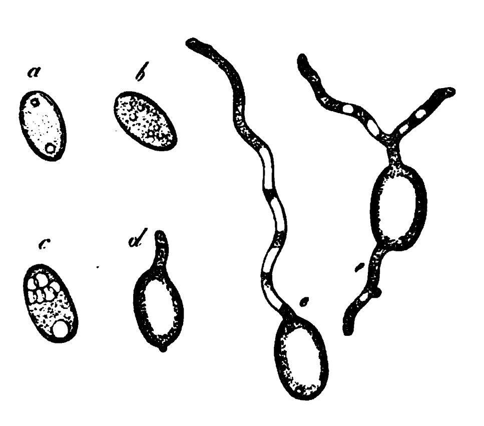


Fig. 59.

Fig. 59. Helvella esculenta P. *a* reife Spore mit den zwei characteristischen Oeltröpfchen an den Enden. *b*—*e* Keimung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. Vergr. 390.

auf oder die vorhandenen werden grösser; sobald die Austreibung der Keimschläuche beginnt, nehmen sie schnell gewaltig an Grössse zu, indem mindestens ein beträchtlicher Theil des Protoplasma aus dem Sporangium in den Schlauch tritt und mit der fortwachsenden Spitze des letzteren vorrückt, in dem Sporenraume und dem älteren hinteren Theile des Schlauches zumeist nur wässerige Flüssigkeit zurücklassend.

In der Mehrzahl der Fälle nehmen die Theile der Spore, nach der in wenigen Minuten vollendeten ersten Wasseraufsaugung, bei der Keimung nicht mehr an Grösse zu; sie geben das Protoplasma und die Reservenahrung ganz oder bis auf unbedeutende, zufällig zurückbleibende Reste an den Keimschlauch ab und gehen bald nach der Keimung zu Grunde. Von unzähligen Beispielen hierfür sind die exquisitesten unter den ächten Schmarotzerpilzen zu finden, zumal den Peronosporen und Uredineen. Andererseits gibt es Sporen, welche sich während des Keimens oft auf mehr als das Doppelte vergrössern, von einer beträchtlichen Protoplasmaschicht ausgekleidet bleiben und mit den Keimschläuchen gleich einer Myceliumzelle wachsen; so z. B. die Sporen von Mucor Mucedo und Verwandten bei Aussaat in eine zur Ernährung der Species geeignete Flüssigkeit, die Stylosporen von Erysiphe (Tulasne, Carpol. I) und andere, zumal auch zusammengesetzte (z. B. Pleospora herbarum).

Eigenthümlich ist die Keimung der Sporen (Conidien) von Peronospora densa Rab. und P. pygmaea Unger. Hier quillt plötzlich das ganze Protoplasma aus der sich öffnenden papillenförmigen Spitze der Spore hervor, nimmt die Form eines kugeligen Körpers an, der alsbald auf seiner Oberfläche eine neue Cellulosemembran ausscheidet und dann einen einfachen Keimschlauch treibt.

Bei den zwei- bis vielgliederigen Sporenkörpern oder zusammengesetsten Sporen keimt jede Theilspore gleich einer einfachen oder besitzt doch die Fähigkeit hierzu. Nicht selten sieht man, auch bei sehr vielgliederigen, von fast allen Theilsporen einen Keimschlauch ausstrahlen; z. B. Pleospora herbarum, Cucurbitaria Laburni. In anderen Fällen keimen von den zusammengesetzten Sporen der Regel nach nur einzelne Theilsporen, zumal da wo letztere eine einfache Reihe bilden ein oder beide Endglieder der Reihe; z. B. Melogramma Bulliardii Tul., Melanconis Tul., Aglaospora profusa Not., Exosporium Tiliae, Stylosporen von Cucurbitaria macrospora (Tul. Carp. II). Die nicht keimenden Theilsporen eines Körpers geben dabei, nach Tulasne (Carpol. I, p. 95), ihren Inhalt allmählig an die keimenden ab.

Der Keimfaden hat in allen Fällen die Gestalt eines cylindrischen oder varicösen Schlauches, der im Allgemeinen die Beschaffenheit eines Myceliumfadens und je nach Gattung und Art mannigfache Formdifferenzen, Krümmungen u. s. w. zeigt, und zunächst einfach bleibt oder sich schon früh verzweigt. Wurde die Aussaat in ein Medium gemacht, welches die zur Ernährung der Species nöthigen Materialien nicht enthält, z. B. in reines Wasser, so bleibt sein Wachsthum bald stille stehen, die in der Spore aufgespeicherte Reservenahrung reicht offenbar nur für eine kurze Entwickelungszeit aus. Bei hinreichendem Nahrungsmaterial entwickelt sich dagegen der Keimschlauch sofort zu einem wiederum fruchtbildenden Mycelium weiter. Dieses Gesetz ist jetzt durch directe Beobachtung für eine grosse Anzahl von Pilzen festgestellt; so die Saprolegnieen, Peronosporeen, Uredineen, Mucorinen, viele Schimmelformen, z. B.

Penicillium, Eurotium u. s. f., es gilt für Coprinus fimetarius, Peziza Sclerotiorum, P. Fuckeliana, und kann daher mit Sicherheit auf alle nicht sporidienbildende Keimschläuche ausgedehnt werden, auch wenn dieselben, wie bei den meisten zusammengesetzten Schwämmen, noch nicht über die in reinem Wasser oder Wasserdunst auftretenden Anfangsstadien hinaus verfolgt worden sind.

Nicht selten beobachtet man wenn zahlreiche Sporen einer Species miteinander ausgesäet werden, dass die Keimschläuche, welche von verschiedenen Sporen entspringen, da wo sie einander berühren fest mit einander verwachsen und zwar bis zum Verschwinden der Membran und Herstellung einer offenen Communication zwischen beiden verbundenen Zellen an der Verwachsungsstelle. Tulasne erwähnt dieser Erscheinung (Carpol. I. p. 98) als einer öfters vorkommenden, er stellt sie (Carpol. II, Tab. XVII) für Cryptospora aucta Berk. dar; Hoffmann (z. B. in Pringsh. Jahrb. II, p. 280) und ich sahen sie öfters bei Schimmelpilzen, z. B. Fusarium heterosporum, Spicaria Solani Hart. (Fig. 60). Sie findet sich auch bei erwachsenen Myceliumfäden (s. Seite 17) und verleiht dem ganzen Mycelium eine oft engmaschig netzförmige Beschaffenheit.



Fig. 60.

Das characteristische der beschriebenen ersten Keimungsform liegt darin, dass der von der Spore ausgetriebene Keimschlauch die Fähigkeit besitzt, continuirlich zu dem Mycelium auszuwachsen. Bei der zweiten Form der Keimung treibt die Spore gleichfalls einen Schlauch; sein erstes Auftreten und die Veränderungen, welche diesem vorangehen, sind die gleichen, welche für die erste Form beschrieben wurden. Der Schlauch — Vorkeim, Promycelium — zeigt aber ein typisch begrenztes Längenwachsthum, er wird je nach dem Einzelfalle ein, zwei oder viele Male länger als die Spore und beginnt dann sofort Sporen zweiter Ordnung, Sporidien abzuschnüren. Das in der Spore enthaltene Protoplasma und die Reservenahrung werden zur Entwickelung des Promyceliums und der Sporidien verwendet, eine Assimilation findet von Seiten des Promyceliums nicht statt; dieses ist nach Abschnürung einer bestimmten Anzahl von Sporidien leer und geht dann zu Grunde; seine ganze Entwickelung läuft in kurzer Zeit, manchmal in wenigen Stunden (z. B. Endophyllum Sempervivi) ab. In Beziehung auf Gestalt, Grösse, Zahl der Sporidien u. s. f. sind die Promycelien je nach Arten und Gruppen sehr mannigfaltig. Die besten Beispiele für ihre Entwickelung bieten unstreitig die Teleutosporen der Uredineen dar. Diese treiben bei der Keimung einen Schlauch, der mehrmals länger wird als die Spore. Bei Coleosporium bleibt er in der Regel ganz einfach, ungetheilt und schnürt auf seinem pfriemenförmig zugespitzten oberen Ende eine rundliche oder nierenförmige Sporidie ab, welche alles Protoplasma

Fig. 60. Spicaria Solani Harting. Keimende Sporen, 24 Stunden nach der Aussaat. *a* treibt zwei unverbundene, die übrigen anastomosirende Keimschläuche. — Vergrösserung 390.

des Schlauches in sich aufnimmt. Bei den übrigen Uredineengattungen (Fig. 61) erhält das Promycelium die Gestalt eines dicken, stumpfen, mehr oder minder gekrümmten Schlauches, dieser theilt sich nach vollendetem Längenwachsthum durch Querwände in drei bis fünf Zellen, von denen jede in ihrem oberen Theile eine kurze pfriemenförmige Ausstülpung — sterigma — treibt; auf dem Ende eines jeden Sterigma wird eine runde oder ovale oder nierenförmige Sporidie abgeschnürt. Die Abweichungen von diesem typischen Entwickelungsgange, welche hier und da vorkommen, sind zu unbedeutend, um hier erwähnt zu werden. Unter der verwandten Ustilagineenfamilie zeigt Ustilago receptaculorum (Fig. 62 *B*) ähnliche Keimung, wie die zuletzt erwähnten Uredineen, nur dass die Sporidien an den Gliedern des Promyceliums ungestielt, manchmal zu mehreren neben einander und, wie es scheint, auch successive nach einander abgeschnürt werden. Das Promycelium von Ust. longissima (Fig. 62 *A*) ist ein dünner cylindrischer Schlauch von der zwei- bis dreifachen Länge der Spore und schnürt auf seiner Spitze je eine spindelförmig-cylindrische Sporidie ab; ob überhaupt nur eine einzige oder mehrere reihenweise nach einander, ist noch zu untersuchen. Von den anderen Arten abweichend verhält sich Ustil. Carbo DC. (Fig. 62 *C*). Seine Sporen treiben einen kurzen, cylindrischen,

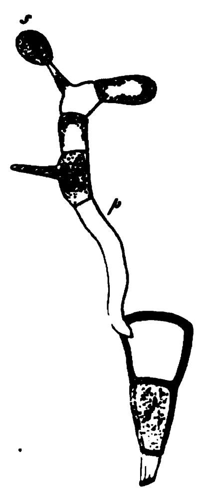


Fig. 61.

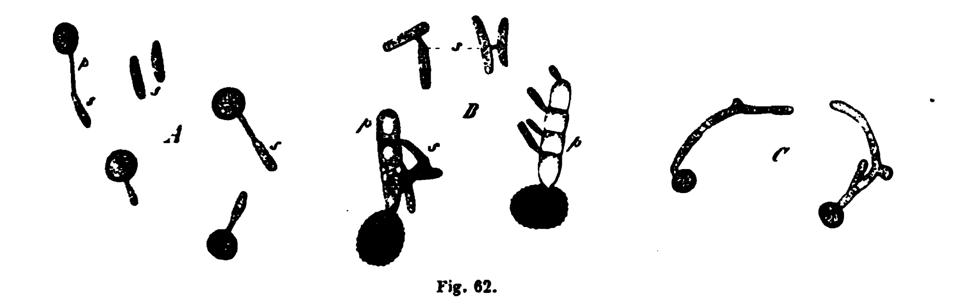


Fig. 62.

oft etwas gekrümmten und mit einem oder zwei Zweiglein versehenen Schlauch, und dieser bildet Sporidien theils auf den Enden kleiner Seitenzweiglein, theils dadurch, dass er der Quere nach in cylindrische Glieder zerfällt. U. antherarum verhält sich ähnlich. Die detaillirtere Beschreibung seiner Keimung sowie der Promycelien der übrigen Ustilagineen und der Uredineen findet sich bei Tulasne, Ann. sc. nat. 4e sér., tom. II, auch 3e sér., tom. VII; und J. Kühn, Krankh. der Culturgewächse. Unter den daselbst beschriebenen Ustilagineen

Fig. 61. Puccinia straminis Fuckel. Keimende Teleutospore. 390fach vergr. *s* Sporidie. *p* Promycelium.

Fig. 62. *A* Ustilago longissima Tul. Keimung. Vergr. gegen 700.
B Ust. receptaculorum. Desgl. Vergr. 390.
C Ust. Carbo DC. Desgl. Vergr. über 390. — *p* und *s* wie in Fig. 61.

ist Tilletia Caries Tul. (Fig. 63) durch ihr Promycelium besonders bemerkenswerth. Dasselbe ist ein kurzer, dicker, zuletzt oft septirter Schlauch, an dessen Anfangs stumpf abgerundetem Scheitel ein Wirtel von meist acht bis zehn schmal cylindrischen, zuletzt stark verlängerten und pfriemenförmig zugespitzten Sporidien (»Kranzkörper« Kühn) hervorsprosst und abgeschnürt wird. Diese verbinden sich vor ihrer Lostrennung von dem Promycelium mittelst einer kurzen Querbrücke paarweise zu Doppelsporidien von der Form eines H. Aehnlich wie Tilletia keimen Urocystis occulta und U. pompholygodes; doch sind die Sporidien minder zahlreich, von unregelmässiger und ungleicher Form und ohne die Hförmige Verbindung.



Fig. 63.

Ausser bei den genannten Gruppen ist Promycelium und Sporidienbildung bei den Tremellinen, mehreren Discomyceten (Peziza bolaris Batsch., P. Cylichnium, P. tuberosa, vergl. Tulasne, Ann. sc. nat. 3e sér., tom. XX, p. 171; auch bei Rhytisma Andromedae Fig. 64 A) bekannt. Der Vorgang besteht hier im Wesentlichen immer darin, dass die Spore an einem bis mehreren Punkten

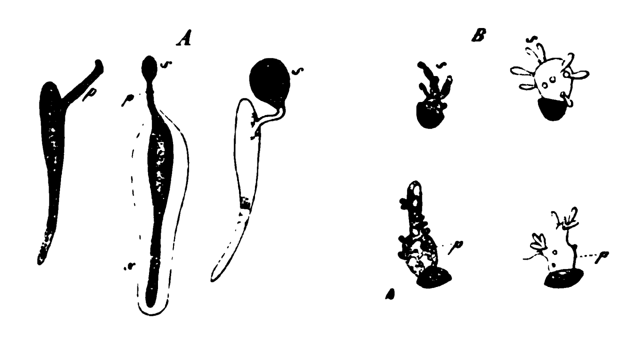


Fig. 64.

einfache kurze Sterigmen treibt, welche an ihrer Spitze eine Sporidie abschnüren. Bei Dacrymyces wird die leicht gekrümmte cylindrische Spore vor der Keimung der Regel nach durch Querwände in zwei, vier oder acht Zellen

Fig. 63. Tilletia Caries Tul. Keimung. 460fach vergr., nach Tulasne copirt. *p* und *s* wie in Fig. 61. *s'* secundäre Sporidie. *x* zarter, von einer primären Sporidie getriebener Keimschlauch. *a* Beginn der Sporidienbildung.

Fig. 64. *A* Rhytisma Andromedae Fr. Keimung, 390fach vergr. *p* und *s* wie in Fig. 61. Die Spore *x* ist noch von dem ursprünglich vorhandenen Gallertsaum umgeben, der bei den zwei anderen verschwunden ist.

B Bulgaria inquinans Fr. Keimung. Vergr. 300. Buchstaben wie oben.

getheilt, von denen jede ein oder mehrere kurze, sporidienabschnürende Sterigmen treibt.

An die letztbeschriebenen Fälle, in welchen das Promycelium auf ein kurzes Sterigma reducirt ist, schliessen sich die Sporidienbildungen durch hefeartige Sprossung, welche oben als die dritte Keimungsform bezeichnet wurden, unmittelbar an. Sie sind, abgesehen von den dubiösen Hefebildungen, bei vereinzelten Genera und Arten bekannt: Exoascus (de Bary, Beitr. I), Dothidea Ribesia Fr. (Tulasne, Carpol. II, Tab. IX), Nectria (Janowitsch, Bot. Ztg. 1865). Auch die erwähnten sporidienbildenden Pezizen schliessen sich zum Theil hier an. Aus der Oberfläche der Spore sprossen, nach Art beginnender Keimschläuche, Fortsätzchen mit sehr schmaler Basis hervor, erhalten meist längliche oder cylindrische Form und gliedern sich zuletzt ab, wie es oben (Seite 119) für die hefeartige Abschnürung beschrieben wurde. An demselben Punkte kann der ersten Sporidie eine zweite, dritte u. s. f. folgen, bis das Protoplasma der Spore verbraucht ist. Die Sprossung findet entweder an einzelnen beliebigen Punkten der Spore statt (Exoascus, Dothidea), oder an bestimmten Punkten (z. B. den beiden Enden der spindelförmigen, zweigliedrig zusammengesetzten Spore von Nectria inaurata), oder auf der ganzen Sporenoberfläche, so dass diese von senkrecht abstehenden Sporidien dicht eingehüllt ist (z. B. Nectria Lamyi).

Was die Sporidien selbst betrifft, so haben dieselben im Allgemeinen die Eigenschaften zarter dünnwandiger Pilzsporen. Bei den Uredineen, wo sie bis jetzt am genauesten studirt sind, treiben sie unmittelbar nach ihrer Entstehung einen kurzen Schlauch, welcher nach kurzem Längenwachsthum an seiner Spitze eine der ersten gleiche Sporidie zweiter Ordnung erzeugen kann, unter günstigen Ernährungsbedingungen sich aber als ein ächter, zum Mycelium auswachsender Keimfaden verhält. Die Hförmig verbundenen Sporidien von Tilletia treiben entweder feine Keimschläuche, oder schnüren auf dem Ende eines kurzen, seitlich vortretenden Sterigma eine gekrümmt-cylindrische, stumpfendige secundäre Sporidie ab, die dann ihrerseits einen Keimschlauch erzeugt. An den Sporidien von Ustilago Carbo hat Kühn Keimschläuche beobachtet; von denen der übrigen Ustilagineen, der Discomyceten, Tremellinen, Nectrien konnte bis jetzt keine Keimung erhalten werden.

Die durch hefeartige Sprossung erzeugten Sporidien von Dothidea ribesia entwickeln durch den gleichen Process Sporidien zweiter Ordnung; bei Exoascus setzt sich die Sprossung durch fünf bis sieben, vielleicht noch mehr Generationen fort, die Sprossen verschiedener Ordnungen sind zu ästigen, rosenkranzförmigen Reihen vereinigt, welche zuletzt in ihre Glieder zerfallen. Weitere Keimungserscheinungen sind hier von den Sporidien nicht bekannt.

Uebergänge oder Zwischenformen zwischen der Keimfaden- und Promycelien-nebst Sporidienbildung finden sich hie und da. Bei Bulgaria inquinans (Fig. 64 B) bricht das Endosporium der keimenden Spore aus dem aufreissenden Epispor hervor, schwillt zu einer weiten, oft ovalen oder rundlichen Blase an, die auf ihrer Oberfläche zahlreiche stabförmige Sporidien hefeartig abschnürt; zuletzt wächst das eine Ende der Blase ohne weitere Sporidienbildung nach Art eines Keimfadens weiter. Andere Sporen derselben Species treiben nur Keimschläuche (Tulasne). Von den Sporen von Nectria cinnabarina, Do-

thidea ribesia schnüren die einen nur auf ihrer Oberfläche Sporidien ab, andere treiben einen cylindrischen, dicken Schlauch, der seinerseits Sporidien abschnürt, bei noch anderen endlich findet beides zugleich statt. Bei Peziza tuberosa, P. bolaris und bei Dacrymyces deliquescens (Tulasne) zeigen von sonst gleichwerthigen Sporen die einen Sporidien-, die anderen nur Keimschlauchbildung. Bei den Ustilagineen und bestimmten (Teleuto-)Sporen der Uredineen ist dagegen die Entwickelung des Promyceliums und der Sporidien immer die gleiche — geeignete Entwickelungsbedingungen vorausgesetzt. Ungeeignete Bedingungen haben hier wie bei anderen Fortpflanzungszellen immer Austreibung eines oder mehrerer Keimschläuche zur Folge; dieselbe findet z. B. auch bei den Sporangien von Peronospora statt der Zoosporenbildung statt, bei Zoosporen, welche im Ausschwärmen gehindert sind, u. s. f. Solche anormale Keimschläuche können sich, wie für Peronospora infestans bekannt ist, gleich normalen weiterentwickeln; in anderen Fällen schwellen sie bei der genannten Art nach kurzem Längenwachsthum an ihrer Spitze an, um ein neues, secundäres Sporangium zu bilden, das dann auf die normale Weise Sporen zu erzeugen vermag.

Was die vierte oben in der Uebersicht bezeichnete Keimungsform betrifft, so wird in manchen Fällen die Spore reif und von ihrem Träger losgelöst als eine einfache Zelle, mit dem Beginn der Keimung aber theilt sich diese durch Querwände in zwei oder mehrere, von denen dann jede einzelne Keimschläuche oder ein Promycelium zu treiben vermag. Wie schon oben angegeben wurde, findet dies bei Dacrymyces, und zwar bei beiden beschriebenen Keimungsformen dieser Gattung statt; ähnliches ist bei Peziza tuberosa, P. bolaris, P. Cylichnium Tul. (Ann. sc. nat. 3e sér. XX, p. 174), und zwar bei den aus den Ascis entleerten reifen Sporen beobachtet worden.

Diese Erscheinung liefert wie mir scheint einen guten Anhaltspunkt für die Auffassung der morphologischen Beziehungen, welche zwischen den hinsichtlich ihrer ersten Entstehung gleichwerthigen, zur Zeit der Reife aber so sehr von einander verschiedenen einfachen und vielzellig-zusammengesetzten Sporen nahe verwandter Ascomycetenarten bestehen. Es muss hierbei noch die andere Thatsache erwähnt und berücksichtigt werden, dass eine ganze Anzahl von Fällen bekannt ist, in denen die Sporen von Ascomyceten schon innerhalb des frisch reifen Ascus keimen, sowohl einfache Keimschläuche treibend (Sphaeria praecox Tul., Peziza tuberosa), als Sporidien bildend (Exoascus, Pez. Cylichnium, Pez. bolaris, und besonders Nectria, wo bei manchen Arten, wie N. Lamyi, N. inaurata u. s. f. der reife Ascus von den Sporidien dicht erfüllt, die Sporen selbst verdeckt sind, was zu allerlei Missverständnissen Anlass gegeben hat). Die septirten oder zusammengesetzten Ascosporen dürften hiernach als Keimungsprodukte einfacher Sporen zu betrachten sein, welche gleich den Sporidien genannter Nectrien typisch innerhalb der Asci entstehen, um dann erst nach der Entleerung die begonnene Keimung fortzusetzen.

Nach dieser Auffassung, auf welche schon oben hingedeutet wurde, sind hier auch die eigenthümlichen Sporen von Cordyceps und Torrubia (Léveillé mspt., vgl. Tulasne, Ann. sc. nat. 3e sér., tom. XX, p. 43) zu erwähnen. In den Ascis dieser Pilze werden acht schmale, nadelförmige Sporen gebildet, welche sich mit der Reife durch Querwände in unzählige kurz-cylindrische

Glieder, Theilsporen oder Sporidien theilen, die sich oft noch innerhalb des Ascus spontan von einander trennen. Bei nächstverwandten Genera (z. B. Claviceps, nach Kühn) bleiben die nadelförmigen Sporen bis zu und nach der Keimung ungetheilt und treiben Keimschläuche. Auch die Sporen von Cenangium fuliginosum Fr. verhalten sich wie die von Cordyceps, während die verwandten Cenangien nicht in Glieder zerfallen (Tulasne, Ann. sc. nat. Tom. XX, 3e Sér., p. 135). De Notaris (Microm. ital. Dec. V, in Mem. R. Acad. d. Torino) stellt das Zerfallen auch bei Sporormia fimetaria Not. dar.

Capitel 5.

Geschlechtliche Fortpflanzung und Copulation.

Bei einer Anzahl von Pilzgattungen ist in neuerer Zeit ein geschlechtlicher Zeugungsprocess nachgewiesen worden; bei den Mucorinen findet eine Copulation statt, also ein Vorgang, der sich, nach meiner und Hofmeister's Ansicht, an die sexuelle Zeugung, als eine besondere Form derselben unmittelbar anschliesst. Für sehr zahlreiche Pilze hat man ferner, seit Micheli und Bulliard, das Vorkommen geschlechtlicher Zeugung (Blüthen, Antheren u. s. f.) wenigstens vermuthet.

Beginnen wir mit der Beschreibung der sicher ermittelten Fälle. Zunächst gehören hierher die Saprolegnieen, deren Befruchtungsprocess und Geschlechtsorgane von Pringsheim entdeckt und in seinen Jahrbüchern für wiss. Botanik I, p. 284, II, p. 205) beschrieben worden sind. Bei denjenigen Formen, die als monöcische zusammengefasst werden können (Saprolegnia monoica, Pythium, Aphanomyces dBy. in Pringsh. Jahrb. II, 169) stellen die weiblichen Geschlechtsorgane, Oogonien, zuerst kugelig anschwellende, protoplasmareiche Zellen dar, welche meistens auf den Enden kurzer Aeste der Thallusschläuche stehen, selten interstitiell gestellt sind. Bei Saprolegnia monoica wird an dem erwachsenen Oogonium die Membran an zahlreichen kreisförmigen Stellen resorbirt, durchlöchert. Zugleich zerfällt das Protoplasma allmählich in mehrere bis viele Portionen, die sich zu Kugeln abrunden und von der Wand zurückziehen, um, in der Mitte des Oogoniums zusammengehäuft, innerhalb wässeriger Flüssigkeit zu schwimmen. Diese Befruchtungskugeln sind zunächst mit glatter, nackter, d. h. einer Cellulosemembran entbehrender Oberfläche versehen. Bei Pythium, Aphanomyces und einzelnen Saprolegnieen zieht sich die ganze Protoplasmamasse des Oogoniums zu einer einzigen Befruchtungskugel zusammen, welche, von wässeriger Flüssigkeit umgeben, die Mitte des Oogoniums einnimmt.

Während der Bildung des Oogoniums wachsen von dem Träger desselben oder von benachbarten Thallusschläuchen aus dünne cylindrische, gekrümmte, manchmal um den Oogoniumträger gewundene Zweige gegen das Oogonium hin. Ihr oberes Ende schmiegt sich der Oogoniumwand fest an, hört hiermit auf in die Länge zu wachsen, schwillt alsdann etwas an und grenzt sich durch eine Querwand zu einer besonderen, gekrümmt länglichen und dem Oogonium fest

anliegenden protoplasmareichen Zelle ab, dem männlichen Geschlechtsorgan oder Antheridium. Einem Oogonium liegen ein oder mehrere Antheridien an. Zur Zeit wo die Bildung der Befruchtungskugeln stattfindet, bemerkt man, dass jede Antheridie einen oder mehrere schlauchförmige, die Wand durchbohrende Fortsätze ins Innere des Oogoniums treibt, welche sich an der Spitze öffnen und ihren Inhalt austreten lassen. In diesem sieht man während des Austretens lebhaft bewegliche Körperchen, kaum $1/_{800}$ Mm. gross, welche auf Grund der Aehnlichkeit der in Rede stehenden Organe mit den gleichnamigen von Vaucheria, für die befruchtenden Formelemente, Samenkörperchen, Spermatozoiden, zu halten sind. Nach Entleerung der Antheridien findet man die Befruchtungskugeln mit einer Cellulosemembran umgeben; sie bilden sich sofort zu derbwandigen Oosporen, nach Pringsheim's für die Algen eingeführter Terminologie aus. Theils nach den in vieler Beziehung analogen Erscheinungen, welche man für Vaucheria und andere Conferven kennt, theils nach Pringsheim's directen Beobachtungen ist es nicht zweifelhaft, dass die Cellulosemembran in Folge einer sexuellen Befruchtung an der Oberfläche der Befruchtungskugeln entsteht, und dass die Befruchtung dadurch geschieht, dass die aus der Antheridie entleerten Samenkörper in die Befruchtungskugeln eindringen und mit der Substanz derselben verschmelzen.

Bei Saprolegnia dioica und Achlya dioica bilden sich die Befruchtungskugeln und Oogonien auf die beschriebene Weise, die Membran der letzteren wird durchlöchert, es legen sich aber keine dünnen antheridientragenden Zweige an sie an. Pringsheim fand bei diesen Arten anderwärts Organe, welche mit grosser Wahrscheinlichkeit für Antheridien zu halten sind. Dicke, den zoosporenbildenden ähnliche Schläuche erheben sich zu bestimmter Zeit von dem Mycelium und theilen sich durch Querwände in eine Reihe cylindrischer Zellen, welche die Antheridien darstellen. Bei Saprolegnia dioica zerfällt das ganze Protoplasma der Antheridie in unzählige sehr kleine stabförmige Samenkörperchen, die zuletzt in lebhafter Bewegung aus einer sich öffnenden, kurzen halsartigen Ausstülpung der Antheridienwand entleert werden. Bei Achlya dioica theilt sich der Inhalt der cylindrischen Antheridie zunächst in eine Anzahl von Portionen, welche ungefähr die Grösse der Schwärmsporen der Species haben und sich zu kugeligen, in der Mitte der Antheridie zusammengehäuften Zellen ausbilden. In diesen theilt sich dann das Protoplasma in eine Anzahl stabförmiger Samenkörperchen, welche erst aus der Membran ihrer Specialmutterzelle, dann aus der Antheridie ausschwärmen, auf demselben Wege wie bei Saprolegnia dioica. Die Samenkörper beider Arten gleichen denen der Vaucherien, sie sind stabförmig und mit Hülfe einer langen Cilie lebhaft beweglich. Es ist, zumal nach den von den Algen sicher bekannten Thatsachen, wohl anzunehmen, dass die Samenkörper in die Löcher der Oogonien eintreten und sich mit den Befruchtungskugeln vereinigen. Beobachtungen hierüber liegen jedoch noch nicht vor, die Deutung der beschriebenen Organe kann daher noch nicht für vollkommen sicher gelten. Zweifelhafter Natur und jedenfalls fernerer Untersuchung werth sind die zuerst von Nägeli, später von A. Braun und Cienkowski untersuchten, neuerdings von Pringsheim genau beschriebenen und wenigstens für muthmassliche Antheridien einer besonderen Achlya- oder Saprolegnia-species gehaltenen Organe. Dieselben entstehen nach Pringsheims Darstellung

in dicken, den Zoosporangien bildenden ähnlichen Schläuchen, zunächst als Protoplasmaklumpen, welche innerhalb des sonst unveränderten wandständigen Protoplasmas liegen. Sie erhalten bald schärferen Umriss, in ihrem Innern einige homogene kugelige, später ovale Körner, und rücken zuletzt in die blasig erweiterte Spitze des Schlauches. Hier wachsen sie zu runden oder ovalen Zellen heran, bilden eine Cellulosemembran an ihrer Oberfläche und treiben an einer oder an mehreren Stellen eine cylindrische Ausstülpung, welche gegen die Membran des Schlauches wächst, diese durchbohrt, jedoch immer nur sehr wenig nach aussen vortritt. Das von Vacuolen durchsetzte Protoplasma der Zellen zerfällt zuletzt simultan in zahlreiche, $^1/_{880}$ Mm. grosse Körperchen, welche aus der sich öffnenden Spitze der cylindrischen Ausstülpung ausschwärmen und, was Bau und Beweglichkeit betrifft, den Samenkörpern der Aglya dioica ähnlich sind. Im Wasser werden diese Körperchen bald ruhig, ohne zu keimen. Während der Entwickelung beschriebener Organe behält das Protoplasma des Schlauches, in dem sie liegen, Anfangs durchaus normale Beschaffenheit; erst bei ihrem späteren Wachsthum verschwindet es allmählich vollständig. Dass die beschriebenen Organe der Saprolegnia, in welcher sie vorkommen, angehören und die Antheridien derselben darstellen, dafür spricht eine Anzahl von Gründen, welche Pringsheim l. c. klar dargelegt hat. Eine andere Ansicht, welche gleichfalls von Pringsheim besprochen wird, dass nämlich die beschriebenen Körper Parasiten seien, welche in die Saprolegnia eindringen und daselbst auf Kosten des Protoplasma fructificiren, gründet sich vorzugsweise auf die grosse Aehnlichkeit jener Körper mit unzweifelhaften Parasiten, nämlich Chytridien. Ferner spricht für dieselbe Pringheims Beobachtung, dass neben den beschriebenen Körpern in den angeschwollenen Schlauchenden zuweilen feinstachelige Kugeln vorkommen, welche denjenigen gleichen, die öfters in Spirogyren, Vaucherien u. s. f. gefunden werden und ohne Frage Organe von Schmarotzern sind. Die Gründe, welche Pringsheim gegen diese Ansicht geltend macht und welche hier nicht ausführlich wiedergegeben werden können, dürften mittlerweile durch neuere Beobachtungen über die Biologie der mikroskopischen Parasiten an Gewicht verloren haben, die ganze Frage neu zu bearbeiten sein. Für weitere Details über die Sexualorgane der Saprolegnieen muss hier auf Pringsheims genannte Arbeiten verwiesen werden.

Die bis jetzt bekannten reifen Oosporen der Saprolegnieen zeigen gleich vielen Sporen eine mässig dicke, in Epi- und Endosporium gesonderte Membran und keimen nach längerer Ruhezeit mit Keimschläuchen. Ausnahmsweise entwickeln letztere schon nach geringer Verlängerung Zoosporen.

Ein directer experimenteller Nachweis von dem Stattfinden eines Befruchtungsprocesses hat bei den Saprolegnieen bis jetzt nicht geliefert werden können, wenn nicht ein von Pringsheim beschriebener Fall dafür angesehen werden darf, in welchem die zahlreichen Befruchtungskugeln einer Saprolegnia, bei zufälligem Fehlen von Antheridien, sämmtlich zu Grunde gingen. Bei der Uebereinstimmung aber, welche die beschriebenen Organe der Saprolegnieen mit den genauer bekannten und theilweise experimentell untersuchten Sexualorganen der Algen zeigen, ist ihnen die gleiche Bedeutung wie diesen ohne Zweifel zuzusprechen. Für die übrigen geschlechtlichen Fortpflanzungsprocesse und Organe bei den Pilzen ist eine experimentelle Untersuchung gar nicht möglich. Die Deutung der

betreffenden Organe als Geschlechtsorgane gründet sich auf die Beständigkeit ihrer Wechselwirkung und auf ihre Aehnlichkeit mit denen der Saprolegnieen.

Den monöcischen Formen letzterer sind der Gestalt und ersten Entwickelung der Sexualorgane nach durchaus ähnlich die Peronosporeen (Fig. 65). In den Intercellularräumen des Parenchyms lebender phanerogamer Pflanzen, welches diese Parasiten bewohnen, entstehen die Oogonien als grosse kugelige, von Protoplasma dicht erfüllte Zellen meist auf den Enden der Myceliumzweige, seltener interstitiell. Lange bevor das Oogonium seine volle Grösse erreicht hat, wächst entweder von dem Myceliumzweige, der es trägt, oder von einem anderen, benachbarten ein dünner Ast gegen dasselbe hin und legt sich mit seinem freien Ende fest an die Wand desselben an. Das Längenwachsthum des Astes hört hiermit auf, sein Ende schwillt etwas an und grenzt sich durch eine Querwand zur selbständigen Zelle, Antheridie, ab, welche gekrümmt-keu-

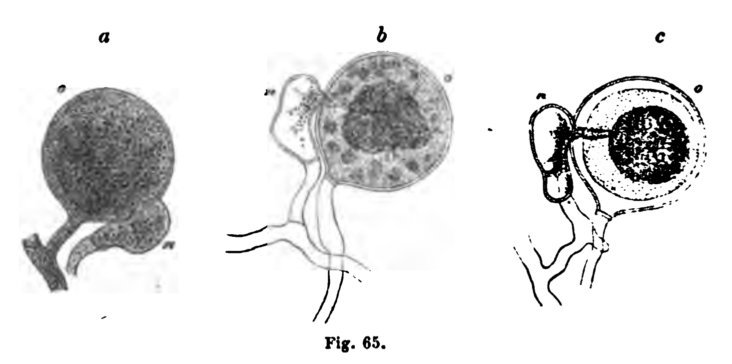


Fig. 65.

lige oder ovale Form, bedeutend geringere Grösse als das Oogonium besitzt und letzterem in einer relativ grossen Berührungsfläche fest angepresst ist. Niemals fand ich ausgebildete Oogonien, an denen die Antheridie unzweifelhaft gefehlt hätte, und nur höchst selten solche, denen zwei Antheridien anlagen.

Haben beide Geschlechtsorgane ihre volle Grösse erreicht, so sondert sich das Protoplasma des Oogoniums in eine peripherische, fast homogene, körnerarme Lage und eine die Mitte einnehmende, durch dicht gehäufte Fettkörner undurchsichtige und dunkele, kugelige Masse: Befruchtungskugel. Sobald diese gebildet ist, treibt die Antheridie von der Berührungsfläche aus eine schmale, einem dünnen Schnabel gleichende, schlauchförmige Ausstülpung, Befruchtungsschlauch, welcher die Oogoniumwand durchbohrt und durch das peripherische Protoplasma direct auf die Befruchtungskugel los wächst. Sobald er die Oberfläche letzterer berührt, steht sein Längenwachsthum still, die Befruchtungskugel aber ist von einer zarten Cellulosemembran rings umgeben und somit zur Oospore geworden.

Fig. 65. Peronospora Alsinearum Casp. Vergr. gegen 350 mal. Geschlechtsorgane. *a* jugendlicher Zustand. *b* Bildung der Befruchtungskugel und des Befruchtungschlauches. *c* nach der Befruchtung; peripherisches Protoplasma durch die Präparation etwas zusammengezogen, Befruchtungsschlauch in diesem Exemplar besonders dick. — *n* Antheridie. *o* Oogonium.

Die Antheridie ist von Anfang an mit mässig dichtem Protoplasma erfüllt, welches zur Zeit der Befruchtung häufig einen centralen rundlichen Ballen darstelllt, von dem schmale Fortsätze nach allen Seiten ausstrahlen. Diese Beschaffenheit bleibt unverändert während und nach der Befruchtung, oft bis zur völligen Reife der Oospore. Das Ende des Befruchtungsschlauches bleibt stets geschlossen, er wächst der jungen Oosporenmembran fest an, von Spermatozoiden ist keine Andeutung vorhanden; die Art der Einwirkung des Schlauches auf die Befruchtungskugel ist daher der des Pollenschlauches der Phanerogamen vergleichbar. Die Cellulosemembran der Oospore nimmt nun an Mächtigkeit zu und entwickelt sich zu der zuletzt derben und geschichteten Innenhaut der Oospore. Zugleich bildet sich aussen um diese eine zweite, allmählich gelb- bis dunkelbraune Farbe annehmende Membran, Aussenhaut, Episporium, welche meist derb und sehr fest, und je nach der Species auf ihrer Oberfläche mit Warzen, Runzeln, netzförmig verbundenen Leisten u. s. w. versehen ist. Bei Cystopus besteht sie aus incrustirter Cellulose, bei Peronospora zeigt sie nie Cellulosereaction. Diese Aussenhaut bildet sich aus dem peripherischen Protoplasma, indem sich dieses allmählich um die Oospore gleichsam niederschlägt und erhärtet. Die reife Oospore liegt, in wässeriger, nur spärliche Körner führender Flüssigkeit suspendirt, innerhalb des Oogoniums, dessen Wand je nach den Arten zur Reifezeit stark verdickt und rigid ist, oder zart bleibt und collabirt. Das reife Endosporium umgibt eine feinkörnige, rings um eine grosse centrale Vacuole wandständige Protoplasmaschichte. Der Befruchtungsschlauch bleibt bis zur Reife deutlich und ist meistens von einer derben bis zur Oogoniumwand reichenden Fortsetzung des Episporiums scheidenartig umgeben.

Die Oosporen der Peronosporeen keimen nach längerem, den Winter über dauerndem Ruhezustand. Es sind bis jetzt zwei Fälle und Formen der Keimung bekannt. Bei Cystopus candidus schwillt das Endosporium mit seinem Inhalt unter Einwirkung von Wasser an, sprengt das Epispor an einer Seite und treibt eine breite, kurze, stumpfe Ausstülpung aus dem Riss hervor. In dem Protoplasma treten dann grosse, wechselnde Vacuolen auf, und alsbald eine simultane Theilung in zahlreiche gleichgrosse Portionen, welche sich rasch zu ebensovielen, den in den geschlechtslosen Sporangien entwickelten völlig gleichen Zoosporen ausbilden. Unmittelbar nach der Theilung schwillt die aus dem Epispor vorgetretene Ausstülpung zu einer kugeligen zarten Blase an, in welche die Zoosporen sofort hineinrücken, um ihre lebhafte Bewegung zu beginnen und alsbald aus der aufgelockerten Blase auszuschwärmen.

Bei Peronospora Valerianellae, und wohl auch den mit dieser zunächst verwandten Arten treibt die keimende Oospore auf feuchtem Boden (nicht unter Wasser) einen Keimschlauch, dessen Membran von der innersten Schichte des Endospors entspringt und die ausserhalb befindlichen Membranschichten durchbricht. Der Schlauch wächst zu bedeutender Länge heran, verzweigt sich reichlich und nimmt ganz das Ansehen von Peronospora-Mycelium an. Sein Eindringen in die Nährpflanze wurde nicht beobachtet.

Ausführlichere Beschreibungen finden sich Bot. Ztg. 1861, p. 89 und Ann. sc. nat. 4e Sér. Tom. XX.

Den beschriebenen Befruchtungen schliesst sich zunächst die Copulation der **Mucorinen** an, welche erst bei zwei Arten dieser Familie bekannt ist. Die copulirenden Fäden von Rhizopus nigricans Ehrbg. (Fig. 66) sind derbe, niederliegende, ordnungslos verzweigte und durcheinander geschobene Schläuche. Wo sich zwei derselben berühren, treibt jeder gegen den anderen eine erst cylindrische, dem Schlauche selbst gleichdicke Aussackung. Beide Aussackungen sind von Anfang an mit ihren Enden fest aneinandergepresst und wachsen nun zu keulenförmigen Körpern, **Fruchtkeulen**, von bedeutender Grösse heran, miteinander einen spindelförmigen, quer zwischen den zwei copulirenden Schläuchen stehenden Körper darstellend. Zwischen den Keulen eines

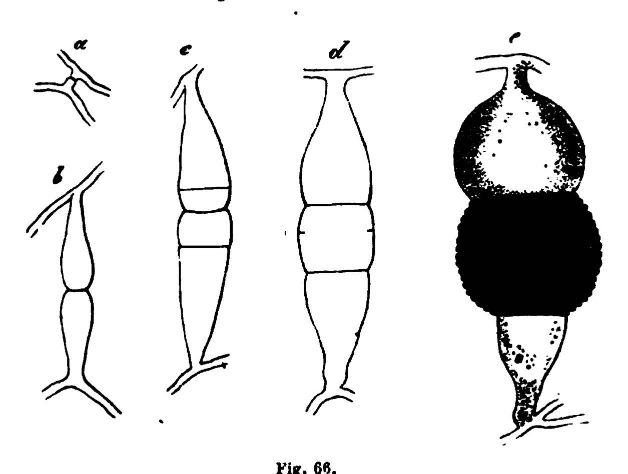


Fig. 66.

Paares besteht zunächst kein constanter Grössenunterschied, oft sind sie einander ganz gleich. In beiden sammelt sich reichliches Protoplasma an, und wenn sie eine bestimmte Grösse erreicht haben, grenzt sich das der anderen zugekehrte breite Ende einer jeden durch eine ebene Querwand als besondere Zelle, **Copulationszelle**, von dem übrigen Theil der Keule, dem Träger, Suspensor, ab. Die Copulationszellen eines Paares sind der Regel von verschiedener Grösse: die eine ein Cylinder, der so hoch als breit ist, die andere scheibenförmig, nur halb so lang als breit. Die ursprüngliche Membran der Fruchtkeulen bildet zunächst noch zwischen den beiden Copulationszellen eine feste, aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand; bald nach Abgrenzung beider Zellen wird diese zuerst in der Mitte durchlöchert, um alsbald gänzlich zu verschwinden, die beiden Zellen verschmelzen somit zu **einer Zygospore**, d. h. einer Fortpflanzungszelle, welche durch Vereinigung zweier mehr oder minder gleichartiger Zellen gebildet wird. (S. de Bary, Unters. über d. Conjugaten.) Die Zygospore nimmt nach ihrer Anlegung noch gewaltig an Grösse zu, erreicht einen Durchmesser von über $^1/_5$ Mm. Ihre Gestalt wird dabei in der Regel die einer an den Berührungsflächen mit den Suspensoren abgeplatteten

Fig. 66. Rhizopus nigricans Ehr. (Mucor stolonifer, Ehr. Silv. myc.) Bildung der Zygospore. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *e* fast reife Zygospore, 90fach vergr. Die anderen Figuren nach grösseren Zeichnungen ungefähr auf den Massstab von *e* verkleinert.

Kugel, oder einer kurzen Tonne. Ihre Membran verdickt sich gewaltig, sie besteht zur Zeit der Reife aus einem derben, dunkel blauschwarzen Episporium, welches auf den ebenen Berührungsflächen glatt, auf der freien Fläche mit dicken, innen ausgehöhlten Warzen bedeckt ist; und aus einem dicken, geschichteten, farblosen Endosporium, das aussen mit derben, soliden, in die des Epispors eingepassten Warzen besetzt ist. Der Inhalt ist grobkörniges, oft mit grossen Oeltropfen durchsetztes Protoplasma. Mit der Zygospore wächst der Suspensor der kleineren Copulationszelle zu einer gestielt-kugeligen, oft durch eine Querwand getheilten Blase heran, welche oft nahezu die Grösse der Zygospore erreicht; der Suspensor der grösseren Copulationszelle behält seine ursprüngliche Form und vergrössert sich nicht oder wenig mehr. Selten ist zwischen den beiden Copulationszellen und Suspensoren ein erheblicher Grössenunterschied nicht vorhanden.

Die Copulation von Ehrenbergs berühmtem Syzygites megalocarpus ist, wie ich ausführlich beschrieben habe (Beitr. z. Morphol. d. Pilze I), der von Rhizopus im Wesentlichen gleich; ebenso der Bau der reifen Zygosporen. Nur ist bei Syzygites ein constanter erheblicher Grössenunterschied zwischen den Copulationszellen und Suspensoren eines Paares nicht vorhanden, und die Fruchtkeulen bilden sich zwischen den Aesten aufrechter, regelmässig drei- und zweigabelig verzweigter Fruchtträger. Ferner ist bei Syzygites ein Verhältniss, welches mir bei Rhizopus nie vorgekommen ist, häufig, dass nämlich die Copulationszellen ohne miteinander zu verschmelzen die Structur von Zygosporen annehmen oder, wie dies genannt werden kann, zu Azygosporen werden. Die Keimung der Zygosporen (und Azygosporen) wurde bis jetzt bei Syzygites allein beobachtet. Nach Ablauf eines Ruhezustandes auf feuchtes Substrat gebracht, treiben sie wie derbwandige Sporen einen Keimschlauch, und dieser entwickelt sich sofort, ohne Myceliumbildung, auf Kosten der in der Zygospore aufgespeicherten Reservenahrung zu dem für die Species characteristischen, reich dichotomen, endständige Sporangien bildenden, ungeschlechtlichen Fruchtträger.

Es mag erlaubt sein, hier einige Fälle anzureihen, welche sich den Copulationsprocessen in sofern anschliessen, als bei ihnen je zwei unzweifelhafte Fortpflanzungszellen zu einer verschmelzen. Ich meine erstlich die oben (S. 152, Fig. 63) beschriebene paarweise Hförmige Verbindung, welche constant zwischen den primären Sporidien von Tilletia eintritt. Ferner findet man die Sporidien von Ustilago receptaculorum (Fig. 62, S. 151) meistens mittelst einer engen, offenen Querbrücke paarweise, selten selbst zu dreien verbunden, und ich irre wohl nicht wenn ich angebe, dass sich die Querbrücke zwischen den anfänglich getrennten Sporidien bildet, so lange sie noch dem Promycelium ansitzen. Endlich muss hier der Sporen von Protomyces macrosporus gedacht werden. Dieselben werden, wie auf S. 110 beschrieben worden ist, in grosser Anzahl in den Ascis gebildet und, in Form kleiner cylindrischer Stäbchen, ejaculirt. Feucht gehalten sind sie bald nach der Ejaculation einander paarweise genähert auf eine ihrem Querdurchmesser etwa gleichkommende Strecke; nach einiger Zeit ist jedes Paar durch einen sehr feinen Streifen verbunden, dessen Entstehung aus zwei von den beiden Sporen gegeneinander getriebenen Fortsätzen wahrscheinlich ist, aber wegen seiner Zartheit nicht bestimmt erkannt werden konnte. Der Streifen wird nun breiter und erscheint schon drei bis

vier Stunden nach der Ejaculation als ein Canal, der so breit ist wie die Sporen selbst und die Lumina beider mit einander verbindet.

Die Keimung der Sporidienpaare von Tilletia ist oben beschrieben worden, die von Ust. receptaculorum nicht bekannt. Von den Sporenpaaren des Protomyces steht wenigstens soviel fest, dass sich aus ihnen auf dem geeigneten Substrat ein fruchtbares Protomycesmycelium, allerdings auf nicht völlig aufgeklärte Weise, entwickelt. (S. meine Beiträge zur Morph. d. Pilze I, p. 14).

In wieweit sich die drei letztbeschriebenen Fälle den Copulationserscheinungen der Conjugaten, Mucorinen und mit diesen den sexuellen Zeugungen anschliessen, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Ob vielleicht die brückenartigen Verbindungen und Verschmelzungen, welche man zwischen Keimschläuchen öfters findet, und von denen oben mehrfach die Rede war, zum Theil hierher gehören, ist eine völlig zweifelhafte, bei späteren Untersuchungen aber vielleicht zu berücksichtigende Frage.

Zu den Pilzen deren Geschlechtsorgane bekannt sind, darf wohl nach meinen Untersuchungen (Fruchtentw. d. Ascomyceten, Lpz. 1863) die Gattung Erysiphe gerechnet werden. Bei diesen Pilzen entwickelt sich aber das befruchtete Oogonium oder die Eizelle nicht zur einfachen Oospore, sondern zu einem vielzelligen, sporenbildende Asci enthaltenden Perithecium. Das Mycelium der Erys. Cichoracearum (Fig. 67) besteht, gleich dem der anderen Arten der Gat-

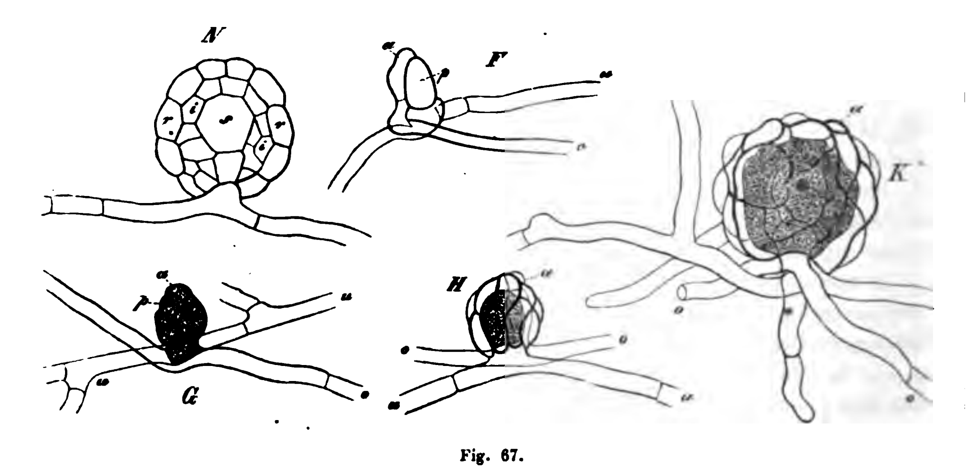


Fig. 67.

tung, aus verzweigten Fäden, welche der Oberhaut des Pflanzentheils, auf welchem der Pilz schmarotzt, fest angeschmiegt sind und einander vielfach durchkreuzen. An den Kreuzungsstellen zweier Fäden beginnt die Bildung der Perithecien. Beide Fäden schwellen etwas an, und jeder treibt eine senkrecht zur Oberhautfläche gestellte, dem Anfange eines Zweiges gleichsehende Aussackung. Die von dem unteren Faden entspringende erhält bald ovale Form, etwa die

Fig. 67. Erysiphe Cichoracearum DC. *F*—*K* Entwickelung des Peritheciums, 390fach vergr. *o* oberer, *u* unterer Myceliumfaden. *a* Antheridie (in *F* der sich später zur Antheridie abgrenzende Theil). *p* Eizelle. *N* Optischer Längsschnitt durch ein Exemplar vom ungefähren Alter von *K*. *s* Ascus. *i* innere, *r* äussere Wand des Peritheciums.

doppelte Dicke wie der Myceliumfaden und grenzt sich von diesem durch eine Querwand ab als besondere Zelle: Eizelle (*p*). Die Aussackung des oben liegenden Fadens wächst, der Eizelle immer innig angeschmiegt, zu einem schmalen cylindrischen Schlauche heran, der an dem Scheitel der Eizelle stumpf endigt. An seiner Basis grenzt er sich gleichfalls durch eine Querwand ab, und bald darauf entsteht nahe unter seiner Spitze an einer schon vorher durch eine leichte Einschnürung bezeicheten Stelle eine zweite Querwand; diese grenzt eine kurze, stumpfe terminale Zelle, die Antheridie (*a*), von ihrer schmal cylindrischen Stielzelle ab. Bald nach Bildung der Antheridie beginnen Neubildungen in der Umgebung der Eizelle und in letzterer selbst. Zunächst wachsen unter derselben, aus dem Tragfaden, acht bis neun stumpfe Schläuche hervor, welche, seitlich fest aneinander und an die Stielzelle der Antheridie schliessend und mit ihrer Innenfläche der Eizelle angeschmiegt, an dieser emporwachsen bis ihre Spitzen über dem Scheitel der Eizelle zusammenstossen. Jeder der Schläuche theilt sich dann durch Querwände in zwei bis drei Zellen, und hiermit ist die vielzellige Aussenwand des Peritheciums gebildet. Die Eizelle wird mittlerweile grösser und theilt sich bald — auf nicht genau ermittelte Weise — in eine centrale Zelle, welche von einer meist einfachen Lage kleiner, der Aussenwand anliegender rings umgeben wird. Die centrale Zelle wächst zu dem, bei in Rede stehender Art einzigen Ascus heran, die sie umgebende Schicht zur Innenwand des kugeligen Peritheciums. Die weiteren Veränderungen bestehen lediglich in einer bedeutenden Vergrösserung des Peritheciums durch Ausdehnung seiner sämmtlichen Zellen, in dem Hervorwachsen von Wurzelhaaren aus der Aussenwand, dem Braunwerden letzterer und endlich der Sporenbildung in dem Ascus. Von letzterer ist oben die Rede gewesen. Die Antheridie bleibt lange erkennbar, ohne sich wesentlich zu verändern, mit der Bräunung des Peritheciums wird sie undeutlich.

Andere Erysiphe-Arten zeigen Eizelle und Antheridie in der beschriebenen Weise, nur mit unwesentlichen Formverschiedenheiten. Der Bau ihrer reifen Perithecien stimmt mit dem beschriebenen in der Hauptsache überein, nur ist meist eine Mehrzahl von Asci vorhanden, zwischen denen zahlreiche Reihen und Gruppen steriler Zellen stehen. Die Theilungen der Eizelle müssen daher weit complicirter sein, als bei E. Cichoracearum; der Beobachtung haben sie sich bis jetzt, wegen der Undurchsichtigkeit der jungen Perithecien, entzogen. Ueber die Structur der reifen Perithecien vergleiche man Tulasne, Selecta fung. Carpol. I. und Ann. sc. nat. 4e sér., tom. VI, p. 299.

Der Perithecienbildung von Erysiphe schliesst sich vielleicht die von Eurotium an. Wie ich früher beschrieben habe (Bot. Ztg. 1854) rollen sich die perithecienbildenden Fäden dieses Pilzes an ihrer Spitze korkzieherartig zusammen, in meistens sechs Windungen, welche sich zu einem hohlen, schraubenähnlichen Körper fest aneinander legen. In dem nächsten beobachteten Stadium ist dieser Körper etwas angeschwollen und aus zahlreichen runden Zellen zusammengesetzt, welche auch die frühere Höhlung in seiner Mitte ausfüllen. Die oberflächlichen derselben sind zunächst noch deutlich zu einer schraubenförmigen Reihe angeordnet. In welcher Weise die Veränderungen und Zelltheilungen vor sich gehen, durch welche dieses zweite Entwickelungsstadium hergestellt wird, konnte bis jetzt nicht ermittelt werden; dass ein hierher gehörender

Vorgang (Befruchtung, Copulation) dabei stattfindet, ist jedoch nicht unwahrscheinlich. Der vielzellige Körper vergrössert sich unter Theilung seiner Zellen und nimmt alsbald Kugelform an. Die Zellen der oberflächlichsten Schichte (oder nur ihre äusseren Wände, was von neuem zu untersuchen ist) erhalten bald polygonale Form, gelbe Farbe, und werden zu der dünnen Wand des Peritheciums. Im Inneren dieses dauert die Theilung lange an, zuletzt werden sämmtliche Zellen zu typisch 8sporigen rundlich eiförmigen Ascis.

Nach den Erscheinungen bei Erysiphe liegt die Vermuthung nahe, dass auch bei anderen Ascomyceten entweder das einzelne Perithecium, oder das mehrere Perithecien tragende Stroma, oder die entsprechenden Organe der Discomyceten, Tuberaceen u. s. w. Producte einer geschlechtlichen Zeugung sind. Beweise hierfür konnten jedoch bisher nicht gefunden werden. Was über die Entwickelung der Perithecien in dem Stroma ermittelt und oben (S. 98) mitgetheilt wurde, zeigt von einer Befruchtung nichts. Sollmann's Beobachtungen an »Sphaerella Plantaginis« (Bot. Ztg. 1864, p. 281) zeigen im besten Falle, dass ein Perithecium in der ersten Jugend aus wenigen, einander berührenden und von einem Myceliumfaden entspringenden Zellen besteht; wie sie die Vermuthung eines sexuellen Zeugungsprocesses begründen sollen, ist schwer abzusehen. Bei Peziza confluens P. habe ich (Fruchtentw. d. Ascomyceten p. 11) gefunden, dass die erste Anlage des Fruchtträgers aus eigenthümlichen paarigen, protoplasmareichen Körpern besteht, die, in eine Rosette zusammengruppirt, von einem oder wenigen Myceliumfäden entspringen. Jedes Paar ist zusammengesetzt aus einer kleineren keulenförmigen, einzelligen Hälfte und einer grösseren, die gekrümmt ei- oder keulenförmig ist und aus zwei breiten, übereinanderstehenden Zellen besteht, deren obere auf ihrem Scheitel eine dritte cylindrische und hakig gekrümmte trägt (Fig. 68). Beide Hälften sind der Länge nach fest aneinder geschmiegt und die hakige Zelle um den Scheitel der kleineren Hälfte geschlungen. Am Grunde der Rosette sprossen cylindrische Hyphen (*f*) hervor, welche die Paare rasch völlig umwachsen und umspinnen und sich ihrerseits zu dem hymeniumtragenden Fruchtkörper weiter entwickeln. An den Paaren ist keine weitere Veränderung, als starke Ausdehnung ihrer Zellen zu bemerken, zuletzt werden sie unkenntlich; ob und wie sie einer Befruchtung dienen, ist eine durchaus unentschiedene Frage.

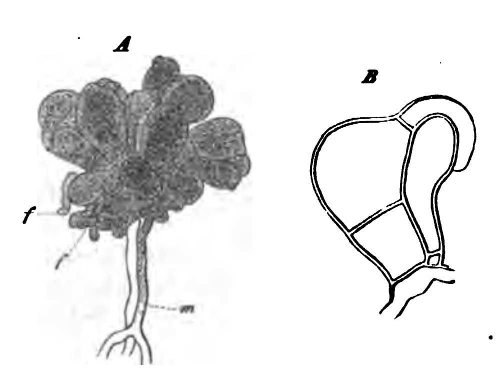


Fig. 68.

Von den sicher ermittelten Fällen geschlechtlicher Zeugung bei den Pilzen sind wir somit auf die zweifelhaften und die Vermuthungen gekommen. Zu

Fig. 68. Peziza confluens P. *A* Rosettenförmige Anlage des Fruchtträgers, oben aus den beschriebenen Paaren bestehend, *f* Anfänge der später die Paare überwachsenden Fäden. *m* Mycelium. Vergr. 190. — *B* Umrisse eines einzelnen Paares, 390fach vergr.

solchen haben gerade die Ascomyceten mehrfach Anlass gegeben. Es ist nicht zu läugnen, dass die Asci mit den Oogonien, zumal der Peronosporeen, mancherlei Aehnlichkeit zeigen, und hierin mag der Grund liegen, warum man in ihnen mehrfach weibliche Geschlechtsorgane suchte und zu finden glaubte. Bei Tuber aestivum fand Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. II, p. 378) die Endzellen eines oder mehrerer dünner Fäden, welche oft von den dickeren, denen die Asci aufsitzen, als Zweige entspringen, an verschiedenen Stellen der Aussenfläche des Ascus fest angewachsen. An der Verwachsungsstelle war oft ein Tüpfel in der Membran des Ascus, und an jüngeren Asci fanden sich solche Tüpfel, ohne dass sich ein Faden angelegt hätte. Das Anwachsen fand statt zur Zeit, wo die Sporen oder ihre Aussenhaut angelegt wurden. Nach diesen, an Saprolegnia monoica erinnernden Thatsachen vermuthet Hofmeister in den Endzellen der anliegenden Fäden Antheridien, in den Ascis der Trüffeln Oogonien. Ich habe später (Fruchtentw. der Ascom. p. 24) gezeigt, dass bei Tuber-Species, welche wegen ihres grosszelligen und lockeren Gewebes zur Beobachtung geeigneter sind als T. aestivum, solche Antheridien nicht vorhanden sind, dass die Sporenentwickelung in den Ascis der Trüffeln der von anderen Ascomyceten im Wesentlichen gleich ist (s. oben S. 106) und dass in dem sehr dichten Gewebe von Tub. aestivum ein festes Aneinanderhaften der Asci und der dünnen Fäden, zwischen welche sie eingedrängt sind, eine leicht erklärliche, fast unvermeidliche Erscheinung ist, welche, zumal dem Verhalten der anderen Arten gegenüber, zu den von Hofmeister gezogenen Schlüssen nicht berechtigt.

Sollmann hat kürzlich (Bot. Ztg. 1864, p. 265) behauptet, dass in den Ascis von Nectria die Sporen in Folge einer von eingedrungenen Samenkörperchen (Spermatien) ausgeübten Befruchtung gebildet werden. Diese Angabe beruht auf einer Täuschung, indem die angeblich eingedrungenen Körperchen Sporidien, Keimungsprodukte der vorher in der gewöhnlichen Weise gebildeten Sporen sind. Vergl. oben S. 153 u. 154 und Janowitsch, Bot. Ztg. 1865. Was Corda, Icon. fung. III, V, etc. bei den Ascomyceten Antheridien nennt, sind unzweifelhaft nur junge Asci.

Nach allen diesen Thatsachen werden die Asci der Ascomyceten allgemein für geschlechtslose Fortpflanzungsorgane zu halten sein.

Wiederum sind es vorzugsweise Ascomyceten, bei denen Tulasne die mit dem Namen Spermatien bezeichneten Organe und ihre Behälter oder Träger die Spermogonien (Spermogonia oder Spermogonium) entdeckt hat, in welchen man nicht ohne Grund männliche Sexualorgane vermuthete oder noch vermuthet. Dieselben kommen jedoch nicht den Ascomyceten allein zu, sondern sind auch bei den Uredineen und Tremellinen (und Lichenen) gefunden worden.

Die Spermatien sind kleine, ovale oder meistens schmal-stabförmige, häufig auch (z. B. Rhytisma, Diatrype — Fig. 70 —, Polystigma) gekrümmte Körperchen. Ihre absolute Grösse ist nach Species sehr verschieden; bei schmaler Stäbchenform sind sie z. B. bei Tympanis conspersa $^1/_{330}$ Mm., bei Dermatea carpinea $^1/_{100}$ Mm., bei Peziza arduennensis Mont. bis $^1/_{60}$ Mm. lang (Tulasne). Ihr Bau ist, soweit unterscheidbar, der von sehr kleinen, zarten Sporen mit homogenem Protoplasma, ihre Entstehung der von acrogenen Sporen gleich: sie werden einzeln oder reihenweise (Uredineen) abgeschnürt auf der Spitze einfacher kurzer und schmaler Fäden — Sterigmen, Basidien — oder auf

ebenfalls sehr schmalen und zarten verzweigten Hyphen, und zwar theils auf den Zweigenden, theils auch nicht selten (z. B. Triblidium quercinum, Tympanis, Peziza benesuada) an den oberen Enden der Zellen, welche die Fäden zusammensetzen, also in Beziehung auf den ganzen abschnürenden Faden seitlich. Die Spermatien werden, mit kaum nennenswerthen Ausnahmen, immer in grosser Menge bei einander gebildet. Sie sind dann einer beim Austrocknen hart und spröde werdenden, bei Ueberschuss von Wasser bis zur Unkenntlichkeit zerfliessenden Gallerte eingebettet. Bringt man sie mit dieser in eine relativ grosse Menge Wasser, so zeigen sie eine leicht wackelnde, oscillirende Bewegung, welche kleineren in Gallerte eingebetteten Sporen ebenfalls unter den gleichen Bedingungen zukommt, den durch Kochen, Einwirkung von absolutem Alkohol getödteten Spermatien ebensowohl wie den frischen lebenden eigen, und daher für eine rein physikalische Erscheinung zu halten ist, hervorgebracht durch die Bewegung, welche bei der Quellung und theilweisen Lösung der Gallerte im Wasser entsteht, und so kleinen und leichten Körperchen, wie die Spermatien sind, mitgetheilt werden muss.

Was ihre Bildungsstätte anlangt, so entstehen die Spermatien in relativ seltenen Fällen in denselben Hymenien wie die Asci. Bei Tulasne's Peziza benesuada (Fig. 69) finden sich in einzelnen, keineswegs in allen Becherchen zwischen den Ascis, an den Orten, wo sonst die Paraphysen stehen, dünne verzweigte Fäden, welche unzählige stäbchenförmige Spermatien abschnüren. Ebensolche Organe nehmen den Rand der schüsselförmigen schlauchführenden Hymenien von Cenangium Frangulae Tul. ein.


Fig. 69.

Zweitens besitzen, wie im folgenden Capitel genauer beschrieben werden wird, die Ascomyceten vielfach neben den schlauchbildenden solche Hymenien (Pycniden Tul.), in welchen besondere Sporen (Stylosporen Tul.) durch Abschnürung oder einfache Theilung auf stielförmigen Basidien erzeugt werden. Nicht selten werden in diesen Pycniden ausser den Stylosporen Spermatien abgeschnürt; so, nach Tulasne, bei Cenangium Fraxini Tul., Dermatea carpinea Fr., D. Coryli Tul., D. dissepta Tul., wo die spermatienbildenden Fäden ebenfalls vorzugsweise den Rand der Hymenien einnehmen; ferner bei Dermatea amoena Tul., Peziza arduennensis Mont., Aglaospora. Von Nicht-Ascomyceten ist hier Tremella mesenterica anzuführen, in deren Hymenien Tulasne neben den typischen Basidien reichverzweigte spermatienabschnürende Fäden gefunden hat.

Drittens sind als Spermatien von Tulasne wenigstens in früherer Zeit bezeichnet worden die kleinen Zellchen, welche von den keimenden Tremellinen- und manchen Pezizasporen abgeschnürt werden und oben (S. 154) bei den Sporidien Erwähnung gefunden haben.

Fig. 69. Peziza benesuada Tul. Ascus, umgeben von spermatienabschnürenden Paraphysen. Stark vergr., nach Tulasne copirt.

In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle endlich findet die Entwickelung der Spermatien in jenen besonderen Körpern statt, welche von Tulasne den Namen Spermogonien erhalten haben. Diese besitzen in einer Anzahl von Fällen die Form von convexen, polster-knoten-hornförmigen Körpern, deren Oberfläche mit dem spermatienabschnürenden Hymenium bedeckt ist, und dabei entweder glatt oder nur wenig uneben (Peziza fusarioides Berk., »Dacryomyces Urticae Fr.«, Bulgaria sarcoides Fr., »Coryne sarcoides Fr.«, Calosphaeria princeps Tul.) oder von tiefen gyrös gewundenen und mit dem Sper-

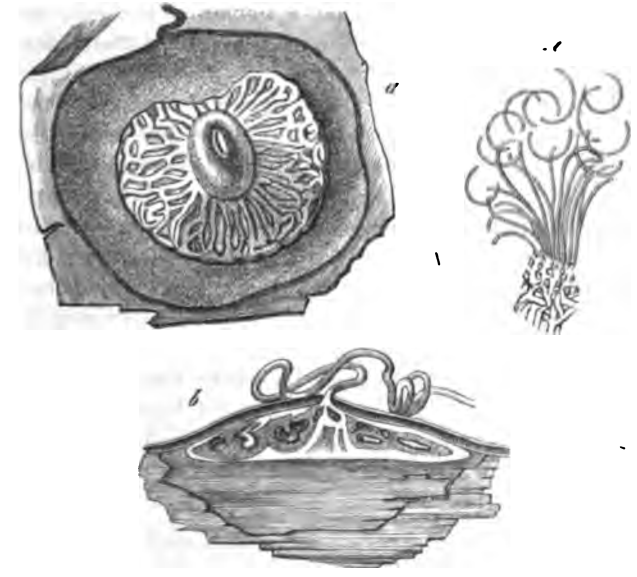


Fig. 70.

matienhymenium ausgekleideten Furchen durchzogen (Stictosphaeria Hoffmanni Tul., »Myxosporium croceum Lk.«, Diatrype Tul., Quaternaria Tul., »Naemasporae, Libertellae spec.«, s. Fig. 70). Die weitaus grösste Menge von Spermogonien stellt dagegen, den Perithecien ähnlich, hohle Behälter dar, mit glatter, krugförmiger oder sehr oft reichlich und aufs unregelmässigste gyrös-faltiger Höhlung. Letztere erscheint, bei enger Faltung, auf Durchschnitten vielfächerig. Sie ist allenthalben mit dem spermatienbildenden Hymenium bekleidet, die fertigen Spermatien, von Gallerte umhüllt, erfüllen die enge Höhlung vollständig und treten, wenn die Gallerte durch Feuchtigkeit aufquillt, zu Gallerttropfen oder langen Ranken zusammengeballt, in Unzahl aus der engen

Fig. 70. Diatrype quercina Fr. *a* Spermogonium, auf einem Stück Rinde, durch Entfernung des Periderma frei gelegt. Die gyrös faltige, kegelförmig zulaufende Oberfläche trägt das Spermatienhymenium, *b* senkrechter Längsschnitt durch ein Spermogonium; aus einer Öffnung in dem bedeckenden Periderma quillt eine rankenförmige Spermatienmasse hervor. *a* und *b* schwach vergr. *c* Fragment eines dünnen Durchschnittes durch die Oberfläche des Spermogonium, mit sichelförmigen Spermatien und ihren Sterigmen, 360fach vergr. Alle Figg. nach Tulasne copirt.

Oeffnung hervor, mit welcher der Behälter nach aussen mündet. Krugförmige Spermogonien dieser Art, mit glatter Wand und einer bei den meisten Arten von pfriemenförmigen, nach aussen vorragenden Paraphysen eingefassten Mündung besitzen die Uredineen (»Aecidiolum exanthematum Unger« [Fig. 71]). Von demselben Bau, jedoch der Mündungsparaphysen entbehrend, meist weit stattlicher und oft gyrös vielfächerig sind diejenigen, welche Tulasne für eine grosse Zahl Pyrenomyceten und kleinere Discomyceten nachgewiesen hat.

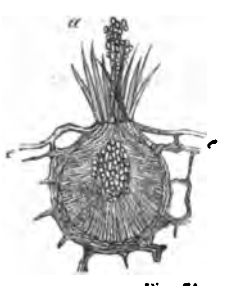




Fig. 71.

Die Spermogonien sind, wie sich nach dem Gesagten erwarten lässt, den Beobachtern vor Tulasne vielfach bekannt gewesen, aber nicht für Organe der Ascomyceten, Uredineen u. s. w., sondern für besondere Pilzspecies, beziehungsweise Genera gehalten und benannt worden; die Namen dieser sind in den oben erwähnten Beispielen mit »« bezeichnet; andere nur Spermogonien bedeutende bekanntere Gattungsnamen sind z. B. Cytispora, Naemaspora, Libertella, Melasmia, u. s. f. Das Wesentliche von Tulasne's Entdeckung besteht in dem Nachweis, dass eben die Spermogonien nur Organe anderweitig fructificirender Pilze sind; einem Nachweis, welcher jetzt für eine sehr grosse Reihe von Fällen durch anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen vollständig geliefert ist, so dass zwar hier und da noch Zweifel bestehen können, welcher Species ein bestimmtes Spermogonium angehört, aber jeder Streit mit Denjenigen, die wie z. B. Bonorden in den Spermogonien immer nur besondere Pilzarten sehen wollen, überflüssig ist.

Tulasne vermuthete in den Spermogonien männliche Geschlechtsorgane, in den Spermatien die Analoga der Spermatozoiden und stützte sich hierfür auf zwei Wahrscheinlichkeitsgründe, nämlich dass die Spermatien nicht keimten und dass die Spermogonienentwickelung meistentheils der Entstehung der sporenbildenden Organe vorangeht, — Verhältnisse, welche allerdings an die von den Spermatozoiden und Antheridien anderer Gewächse bekannten erinnern. Welches die zu befruchtenden weiblichen Organe speciell seien, blieb unentschieden. Für viele anfänglich den Spermatien zugezählte Organe ist nun in neuerer Zeit, wiederum besonders durch Tulasne, nachgewiesen worden, dass sie keimen und hiernach zu den Sporen zu rechnen sind. Ferner ist zu beachten, dass manche Sporen nur unter ganz bestimmten Bedingungen keimen. Es ist daher zur Zeit zweifelhaft, ob es wirklich absolut keimungsunfähige Spermatien gibt, oder ob nicht das Ausbleiben der Keimung darin seinen Grund hat, dass in den bisherigen Versuchen nicht die richtigen Bedingungen hergestellt waren. Es ist ferner bis jetzt immer noch keine Spur von weiblichen Geschlechtsorganen gefunden worden, die etwa durch Spermatien befruchtet würden; und endlich kommen bei den Ascomyceten vielfach unzweifelhafte sporenabschnürende, in

Fig. 71. Puccinia graminis. *a* Spermogonium dem Parenchym der Nährpflanze (Berberis vulgaris) eingesenkt, aus der Epidermis *e*—*e* vorbrechend. Vergr. 200. *b* Sterigmen mit jungen Spermatien. Vergr. etwa 350.

dem folgenden Capitel zu besprechende Organe (Pycniden u. s. f.) gleich den Spermogonien als Vorläufer der Schlauchfructification vor. Die Bedeutung der Spermogonien und Spermatien muss daher zur Zeit als völlig zweifelhaft bezeichnet werden; für diejenigen der letzteren, bei welchen keine Keimung beobachtet ist, ist jedoch die ursprüngliche Vermuthung, oder vielleicht die, dass sie die Rolle von Androsporen (in der von Pringsheim bei den Conferven gebrauchten Bedeutung des Wortes) spielen, immerhin nicht ganz von der Hand zu weisen. Beobachtungen, welche ich an den bis jetzt nie keimenden Spermatien und den Spermogonien der Uredineen angestellt habe, sind allerdings einer solchen Annahme nicht günstig. Wie später zu beschreiben ist, sind hier die Spermogonien constante Begleiter und Vorläufer der sogenannten Aecidiumfrucht, und die Vermuthung liegt nahe, dass sie zu dieser in irgend einer sexuellen Beziehung stehen. Bei Culturen von Endophyllum Sempervivi erhielt ich nun aber auf einigen von anderen völlig isolirten Sempervivumstöcken Aecidien mit normal keimenden Sporen in reicher Menge, ohne eine Spur von Spermogonien oder Spermatien.

Die Spermatien und Spermogonien wurden von Tulasne entdeckt (wenn sie auch Früheren schon als besondere Formen, Species bekannt waren) und für viele Fälle genau beschrieben:

Note sur l'appareil reproduct. d. l. Lichens et les Champignons. Compt. rend. Tom. XXXII, p. 470. Ann. sc. nat. 3e Sér., Tom. XV, p. 370 (1851).

Ferner:

Ann. sc. nat. 3e Sér., Tom. XIX (Tremellinen). Ibid. 4e Sér., Tom. II (Uredinei). Ibid. 4e Sér., Tom. V (Pyrenomycetes). Ibid. 3e Sér., Tom. XX (Discomycetes).

Ferner:

Tulasne, Selecta fung. Carpol. Vol. II et I, p. 180.

Berkeley and Broome, in Hooker's Journ. of Bot. 1851 (Tom. III) p. 319.

de Bary, Brandpilze, p. 61, 78.

Anhangsweise mag hier noch das von Hoffmann (Bot. Ztg. 1854, p. 249) angegebene Vorkommen von »Spermatien bei einem Fadenpilze« erwähnt werden. Von dem Mycelium des (schwerlich eine selbständige Art repräsentirenden) Trichothecium roseum Lk. sollen, nach Hoffmanns Angabe, die quirlig verästelten, selten einfachen Hyphen mit acrogenen, von Gallerte umhüllten Sporenköpfchen entspringen, welche Corda Acrostalagmus cinnabarinus, Bonorden Verticillium ruberrimum genannt hat. Die länglich cylindrischen, sehr kleinen und im Wasser oscillirenden Sporen letztgenannter Form haben mit Spermatien von Pyrenomyceten, Uredineen u. s. f. grosse Aehnlichkeit und werden diesen von Hoffmann angereiht, zumal da er sie nicht keimen sah. Da das Mycelium des Acrostalagmus manchmal sehr zart und unscheinbar, andere Male dem des Trichothecium sehr ähnlich ist, da es mir nie gelang, beide Formen aus demselben Mycelium entspringen zu sehen, wohl aber, den Acrostalagmus mehrere Generationen hindurch aus seinen eigenen leicht keimenden Sporen zu erziehen, so ist die Vermuthung verzeihlich, dass eine Verwechselung der Mycelien zweier verbreiteter und oft geselliger Schimmelformen den Angaben Hoffmanns zum Grunde liegt, und zur Aufklärung der Sache neue Untersuchung nothwendig.

An die Spermatienfrage schliesst sich unmittelbar an die von älteren Beobachtern, (Bulliard, Fr. Hoffmann, Tode, Holmskiold) discutirte Ansicht, nach

haften und würden von der dort befindlichen Flüssigkeit befruchtet (Corda, l. c. und besonders Klotzsch, in Dietrichs flor. boruss. Bd. 6 bei Coprinus deliquescens); die Befruchtung hätte eine Erhöhung oder vielleicht erst Herstellung der Keimfähigkeit der reifen Spore zur Folge. Wäre diese durchaus unerwiesene Angabe richtig, so würde man es eher mit einer Art Düngung als mit Befruchtung zu thun haben. Andere Beobachtungen über etwaige weibliche, zu befruchtende Sexualorgane liegen nicht vor, und nach den mitgetheilten Thatsachen ist aller Grund vorhanden, die Cystiden für nichts weiter als eigenthümliche Haarbildungen zu halten. Viele haben geradezu die Gestalt cylindrischer gewöhnlicher Haare, die der Coprini haben mit den Gliedern der Haare auf der sterilen Oberfläche des Fruchtträgers die grösste Aehnlichkeit, und bei manchen Pilzen findet man unzweifelhafte Haarbildungen an den Stellen, wo bei anderen die Cystiden stehen; so an dem Rande der Tubuli von Fistulina, so die über Hymenialfläche vorragenden, den Pollinarien sehr ähnlichen, aber mit überall derber verdickter Wand versehenen Borsten mancher Thelephoren, wie des Corticium quercinum und besonders der Gruppe, welche Léveillé Hymenochaete genannt hat (Theleph. tabacina, Th. rubiginosa u. a. Vgl. Léveillé, Ann. sc. nat. 3. Sér. tom. V, 1846, p. 150).

Eine ausführliche Aufzählung dessen, was zumal von älteren Autoren über die Pollinarien gesagt ist, wäre hier zwecklos. Man vergleiche hierüber die citirten Arbeiten, zumal Phoebus und Tulasne's Fung. Carpol. I, p. 163 seq.; die im Texte kurz citirten Arbeiten sind dieselben, welche sich mit dem Hymenium und den Basidien beschäftigen und auf S. 134 ausführlich angegeben sind.

In neuester Zeit ist A. S. Oersted (Verhandl. d. K. Dän. Ges. d. Wiss. 1. Jan. 1865) den Geschlechtsorganen der Hymenomyceten vielleicht an einem anderen Orte als wo man sie früher suchte auf die Spur gekommen. An dem Mycelium von Agaricus (Crepidotus) variabilis P. nämlich fand er Zellen (»Eizellen«), welche an den Hyphen wie Zweiganlagen entstehen, länglich-nierenförmige Gestalt haben, reichliches Protoplasma und vielleicht einen Zellkern enthalten. An der Basis der Eizellen entspringen die muthmasslichen Antheridien: 1—2 dünne schlanke Fäden, die mit ihren Enden den Oogonien meistens abgewendet, selten angelegt sind. Die Eizelle wird nun, ohne weitere bemerkbare Veränderungen zu erleiden, von einem Geflechte Myceliumhyphen umwachsen, welche von dem sie tragenden Faden entspringen, und dieses Geflecht ist die Anlage des Fruchtträgers (Hutes). Ob und wie hier eine Befruchtung wirklich stattfindet, ist vorläufig zweifelhaft. Erweist sich Oersted's Ansicht als richtig, so ist natürlich der ganze Fruchtträger ein Product der Befruchtung.

Schon 1860 hat Karsten eine Vermuthung in diesem Sinne ausgesprochen (Geschlechtsleben d. Pfl. p. 50). Seine Beobachtungen der ersten Entwickelung des Hutes von Agaricus campestris scheinen, soweit aus dem unklaren Bericht darüber (Bonplandia 1862, p. 63) ersehen werden kann, mit denen Oersted's übereinzustimmen.

Unverkennbar ist die Aehnlichkeit der von Oersted beobachteten Erscheinungen mit den oben für Peziza confluens beschriebenen.

Dritte Abtheilung.

Entwickelungsgang der Pilze. Pleomorphie. Generationswechsel.

Capitel 6.

Bis vor 14 Jahren galt es als eine ausgemachte Sache, dass jede Pilzspecies nur eine bestimmte Form von Fructificationsorganen entwickele. Einsichtsvollen Beobachtern, wie schon Link, Jos. Banks, Albertini und Schweinitz, Fries, Berkeley, war es zwar längst aufgefallen, dass gewisse Pilzfructificationen constant gesellig mit einander und in bestimmter Reihenfolge auftreten, wie die Formen der Uredineen, die weissen Oidien auf lebenden Phanerogamen und die Erysiphen, die Tubercularien, Cytisporen und Sphaerien u. s. f. Die eine, früher auftretende Fruchtform wurde mehrfach für einen niederen Entwickelungszustand der anderen, späteren gehalten und Fries unterschied sogar schon im Systema mycologicum zwischen Sporen (sporidia) und einer zweiten, manchen Pilzen zukommenden Form von Fortpflanzungsorganen, die er Conidia, organa gonidiis algarum respondentia nannte. Er fügt allerdings (Syst. myc. III, 363) hinzu: duplex esse sporidiorum in eadem planta genus omnino denegamus. Je mehr aber die Formen der Pilze genauer mit dem Mikroskop untersucht wurden, um so bestimmter lernte man in den vermeintlichen niederen Entwickelungsstadien und den Conidien wohlausgebildete typische Fortpflanzungsorgane kennen: und da es für selbstverständlich galt, dass eine Pilzspecies nur eine Form von Sporen haben könne, wie eine phanerogame Pflanze nur einerlei Samen, so hielt man die angedeutete Geselligkeit mancher Fruchtformen für eine zufällige Erscheinung oder für eine Folge des Schmarotzens eines Pilzes auf dem andern, jede besondere Sporenform aber repräsentirte immer eine besondere Species. Einzelne Fälle, in welchen es unzweifelhaft war oder schien, dass auf demselben Pilzfaden zweierlei Sporen gebildet werden, wie der bei Corda dargestellte von Ascophora elegans (Ic. fung. III, p. 14) und der andere, zweifelhafte, von Penicillium glaucum (Corda, Icon. I, p. 21) erschienen nur als sonderbare Ausnahmen und konnten die herrschende Ueberzeugung zunächst nicht im mindesten erschüttern.

Da trat 1851 Tulasne (Cpt. rend. 24 et 31 Mars; Ann. sc. nat. XV.) mit der Entdeckung zuerst auf, dass eine Pilzspecies nicht nur in einzelnen Fällen mehrerlei Sporenformen haben könne, sondern dass sich zunächst bei der grossen Familie der Pyrenomyceten mehrerlei Fortpflanzungsorgane constant und in bestimmter Succession entwickeln, nämlich Spermogonien mit Spermatien, Pycniden mit Stylosporen, Conidien und endlich die ascusbildenden Perithecien. Er zeigte, dass eine Reihe von Gattungen, welche bisher auf Grund einer einzelnen Form von Sporen aufgestellt worden waren, nur Formengruppen, Formgenera kann man sagen, sind, dass z. B. die Formgenera Cytispora, Naemaspora, Micropera, Ascochyta, Sporocadus, Melanconium, als Spermogonien, Pycniden und conidientragende Organe in den Entwickelungskreis ächter, schlauchbildender Sphaerien gehören; er wies gleichzeitig eine ähnliche Multiplicität der Reproductionsorgane

für die Lichenen nach. Zahlreiche weitere unten anzuführende Arbeiten Tulasne's zeigten alsbald die typische Pleomorphie der Reproductionsorgane für fernere Gattungen, Familien und Ordnungen der Pilze, und sein unter dem Titel Selecta fungorum carpologia begonnenes Werk hat speciell die Aufgabe seine Entdeckungen in der bezeichneten Richtung in der sorgfältigst ausgearbeiteten Form darzustellen. Tulasne's Entdeckungen wurden bald von Anderen bestätigt und theilweise erweitert. Auch an Widersachern fehlte es, wie natürlich, anfangs nicht, doch muss jeder sorgfältige Beobachter bald zur Anerkennung des Pleomorphismus der Pilze kommen, und wer ihn, wie Bonorden noch heute, überall in Abrede stellt, dem kann nur das entgegnet werden, dass er mit grösserer Sorgfalt untersuchen möge. Weit grösser als die Schwierigkeit des Auffindens der verschiedenen Fruchtformen ist die Gefahr, nicht zusammengehörende Organe in den Entwickelungskreis einer und derselben Species zusammenzustellen. Tulasne hat sich selber in dieser Beziehung schon Irrungen nachgewiesen, für eine Reihe von Einzelfällen bestehen noch ungelöste Zweifel und Controversen. Dem Anfänger ist daher für seine Untersuchungen und Schlussfolgerungen die grösste Behutsamkeit anzuempfehlen.

Zur Nachweisung des Pleomorphismus der Pilze sind zwei Methoden möglich. Die erste, von Tulasne vorzugsweise angewendete, besteht in der genauen anatomischen Untersuchung des fertigen Pilzes, des Ursprunges der verschiedenen Fruchtformen von dem Mycelium und Fruchtträger. Die zweite, von mir mehrfach in Anwendung gebrachte besteht in sorgfältig geleiteten Aussaatversuchen, welche die Entwickelungsproducte der verschiedenen Sporenformen unter geeigneten Bedingungen durch alle Stadien zu verfolgen haben. Die Anwendung dieser zweiten Methode hat nicht nur für die Lehre vom Pleomorphismus Bestätigungen geliefert, sondern auch für eine Reihe von Pilzgruppen die Bedeutung der verschiedenen Fortpflanzungsorgane in dem Entwickelungsgang der Species, und mehrfach eine gesetzmässige Abwechselung, einen Generationswechsel näher kennen gelehrt, welcher zwischen denselben besteht.

Zur Zeit sind unsere Kenntnisse von der Gesammtentwickelung der Arten allerdings noch lückenhaft. Hier ist es zunächst nothwendig, eine Uebersicht der Thatsachen und Ansichten zu geben, welche bis jetzt von den einzelnen Genera und Ordnungen bekannt sind, und erst am Schlusse die Feststellung allgemeiner Gesichtspunkte zu versuchen.

Für die

1. Saprolegnieen

ist zuerst durch Schleiden (Grundz. 3. Aufl. I, 314) und A. Braun (Verjüngg. p. 286) später besonders genau durch Pringsheim (l. c.) das Vorhandensein der Geschlechtsorgane neben den geschlechtslosen Schwärmsporangien nachgewiesen worden. An der Zusammengehörigkeit von beiderlei Organen wurde bei den in Rede stehenden Gewächsen ebenso wenig wie bei den Conferven jemals ernstlich gezweifelt. Soweit die vorhandenen Untersuchungen reichen, entwickelt sich bei den Saprolegnieen aus der keimenden Schwärmspore sowohl wie der Oospore ein Mycelium, welches zuerst Zoosporangien, später Sexualorgane entwickelt. Bei den Formen, welche Pringsheim monöcische nennt, entstehen Oogonien und Antheridien gleichzeitig; bei den anderen zuerst die Zoosporangien, dann die antheridien- oder androsporenbildenden Zweige, zuletzt die Oogonien.

Vergl. oben, S. 156. Bei einigen Saprolegnieen, Sapr. ferax und Aphanomyces besonders, ist der ganze Kreislauf der Entwickelung anscheinend lückenlos wiederholt beobachtet, und an ihnen nur die Bildung und Keimung der beschriebenen, im Wasser sich ausbildenden Organe gefunden worden. Es ist jedoch möglich, dass vielleicht besondere Arten, vielleicht auch alle Saprolegnieen noch ein nicht genau aufgeklärtes Entwickelungsstadium ausserhalb des Wassers durchlaufen. Bekanntlich entwickeln sich die meisten der in Rede stehenden Gewächse besonders häufig auf ins Wasser gefallenen Insecten, zumal Fliegen. Viele dieser Thiere, vor allen die Stubenfliege, sind einer Erkrankung ausgesetzt, welche seit Göthe bekannt, neuerdings von Cohn (Nov. act. Ac. Nat. curios. vol. 25 P. I) und Lebert (Verhandl. d. naturf. Ges. Zürich 1856) ausführlich beschrieben worden ist. Die Krankheit wird durch das Auftreten von Pilzbildungen charakterisirt, welche von Cohn den Gattungsnamen Empusa, von Lebert Myiophyton, von Fresenius (Bot. Ztg. 1856 und Abhandl. d. Senckenb. Ges. Frankfurt II, p. 201) Entomophthora erhalten hat. Die Entwickelung dieser Pilze, wie sie bei der Entomophthora der Stubenfliege verfolgt ist, beginnt mit dem Auftreten zahlreicher kleiner farbloser Zellchen in dem Blute des Thieres. Die Zellchen wachsen rasch zu einer bedeutenden Grösse heran und behalten dabei die ursprüngliche Kugel- oder Eiform, oder nehmen die Gestalt gestreckter Schläuche an. Mit dieser Entwickelung schreitet die Erkrankung der Thiere gleichmässig fort, der Hinterleib schwillt beträchtlich an, die Bewegung wird träge, zuletzt stirbt die Fliege unter eigenthümlichen Streckungen und Verkrümmungen der Gliedmassen. Schon vor dem Tode haben sich die Zellen im Innern gestreckt und blindendigende Schläuche getrieben, die sich wurzelähnlich verlängern und verästeln und Blut und Eingeweide allmählich verdrängen und aufzehren. Acht bis zehn Stunden nach dem Tode wird die die Körpersegmente verbindende Haut von den Enden der Entomophthora-Schläuche durchbohrt, diese strecken sich und schnüren auf ihrer Spitze eine grosse, rundliche, oben etwas zugespitzte, oft von einer weiten hyalinen, sackartigen Aussenhaut umgebene Spore ab, welche bis auf 3 Cm. Entfernung weggeschleudert wird; die todte Fliege ist daher bald von einem weissstaubigen Hofe umgeben. Die Entwickelung des Pilzes in dem Insect ist hiermit abgeschlossen. Die frischen Sporen, welche die genannten Autoren nicht zur Keimung bringen konnten, treiben auf Wasser lange, dicke Keimschläuche. Gesunde Thiere durch die Sporen zu inficiren ist stets total misslungen, die Entstehung der ersten zarten Zellchen im Blute zweifelhaft: Cohn lässt sie durch freie Zellbildung, durch eine Art Generatio spontanea oder Heterogenie entstehen, Lebert möchte, und wohl mit Recht, lieber von Generatio incognita reden. Nach einer Notiz von Cienkowski (Bot. Ztg. 1855, p. 805) und nach Bails bestimmter Versicherung (Bericht d. Vers. d. Naturforscher in Königsberg) vermögen aber die Entomophthora-Zellen zu »Achlya-Schläuchen«, d. h. zu Zoosporangien tragenden Schläuchen von wie es scheint verschiedenen grösseren Saprolegnieen auszuwachsen, wenn sie in noch jugendlichem Entwickelungszustand, jedenfalls bevor sie nach aussen hervorgetreten sind, ins Wasser gebracht werden. Sind diese, allerdings noch genauer Prüfung bedürftigen Angaben richtig, so ist jedenfalls eine wesentliche Erweiterung des Entwickelungskreises der Saprolegnieen zu erwarten.

2. Peronosporeen.

Der Entwickelungsgang dieser in lebenden Phanerogamen schmarotzenden Pilze hat mit dem der Saprolegnieen viele Aehnlichkeit. Das Mycelium erzeugt zuerst auf baumförmig verzweigten (Peronospora) oder kurz keulenförmigen, zu dichten Hymenien vereinigten (Cystopus), immer an die Oberfläche des befallenen Pflanzentheils tretenden Fruchtträgern geschlechtslose, einzeln (Peronospora) oder reihenweise (Cystopus) abgeschnürte Fortpflanzungszellen, die passend als Conidien zu bezeichnen sind (Vgl. oben, Fig. 19, 49, 52). Je nach den Species sind diese entweder einfache Sporen, die einen zu einem neuen Mycelium auswachsenden Keimschlauch treiben; oder, bei Peronosp. infestans und anderen Arten, und bei Cystopus sind die Conidien Zoosporangien, aus der keimenden Zoospore wird dann ein neues Mycelium. Die Cystopusarten, vielleicht mit Ausnahme von C. candidus, haben zweierlei Conidien: Das Endglied einer jeden Reihe ist derbwandiger und meist etwas grösser als die übrigen, oft gelblichbraun gefärbt und mit spärlichem Protoplasma versehen. Ich fand es immer glatt und keimungsunfähig; Tulasne sah die Oberfläche bei C. Portulacae mit drei gleichweit von einander entfernten Längsfurchen versehen und beobachtete nach Aussaat auf Wasser das Austreiben eines einfachen Keimschlauchs (Second Mem. s. l. Urédinées p. 110). Die übrigen Conidien jeder Reihe sind farblos und bilden Zoosporen. Das conidienbildende Mycelium erzeugt später die von Tulasne (Cpt. rend. 26. Juin 1854) zuerst aufgefundenen, oben, S. 158 beschriebenen Sexualorgane. Die keimende Oospore entwickelt, wie S. 159 beschrieben ist, bei Cystopus candidus direct Schwärmsporen, welche dann gleich den aus den Conidien stammenden ein fruchtbares Mycelium erzeugen; bei Peronosp. Valerianellae treibt sie einen ohne Zweifel zum Mycelium heranwachsenden Keimschlauch.

Vgl. de Bary, Recherches s. l. développement de quelques Champ. parasites. Ann. Sc. nat. 4. Sér. Tom. XX. und Beitr. z. Morph. d. Pilze, II.

Caspary (Ueber zwei- und dreierlei Früchte einiger Schimmelpilze, Monatsber. d. Berl. Acad. Mai 1855) gibt für einige Peronosporen noch eine dritte Art von Früchten an, die er Sporidangia nennt, grosse blasenförmige Behälter, welche in dem Parenchym der Nährpflanze sitzen und sehr zahlreiche elliptische oder cylindrische »Sporidien« enthalten. Ich habe früher diese Organe nicht finden können und (l. c.) die Vermuthung ausgesprochen, besagte Sporidangien seien vielleicht unreife Oogonien. Nach den von Caspary selbst mir freundlichst mitgetheilten Präparaten aber sind es Pycniden von Pleospora, Stigmatea oder einem anderen kleinen Pyrenomyceten, die mit der Entwickelung der Peronosporen nicht zusammengehören, wohl aber sich häufig in dem von diesen getödteten Parenchym ansiedeln.

3. Mucorini.

Bei den Pilzen dieser Gruppe treten, wie seit lange bekannt ist, aus einem reichverzweigten Mycelium aufrechte Fruchthyphen hervor, welche auf ihren Enden kugelige, durch eine ebene (Hydrophora Bonord.) oder hochgewölbte, mit dem Namen Columella bezeichnete Querwand von dem Träger abgegrenzte Sporangien mit bewegungslosen Sporen tragen, die auf S. 121 besprochen worden sind. Mycelium und Fruchtträger sind bis zur Sporenbildung unseptirte Schläuche; mit der Fruchtentwickelung oder kurz vorher treten Querwände auf. Die angegebene geschlechtslose Sporangien- und Sporenbildung ist jedenfalls für die Mucorineen

charakteristisch und galt lange für ihre einzige Fortpflanzungsweise. Bei vielen Formen und guten Arten (z. B. Mucor fusiger Lk., M. macrocarpus Cd.) ist sie auch heute die allein bekannte. Für andere haben neue Untersuchungen eine grosse Vielgestaltigkeit der Fructificationsorgane theils nachgewiesen, theils mit mehr oder weniger Grund vermuthen lassen.

Am vollständigsten ist der Entwickelungsgang bekannt für Syzygites megalocarpus. Vergl. de Bary, Beitr. z. Morphol. u. Phys. d. Pilze I, wo auch die Litteratur über diesen Pilz verzeichnet ist. Das in fleischigen Schwämmen wachsende Mycelium dieses Pilzes treibt zweierlei Fruchtträger: Geschlechtslose, aus langgestrecktem Stamme wiederholt gabelig verzweigte, auf den Enddichotomien kugelige mit einer Columella versehene Mucorsporangien bildende Sporenträger; sie sind unter den Namen Aspergillus maximus und Sporodinia grandis Link längst bekannt. Zweitens drei- oder zweigabelig verzweigte, durch Ehrenberg 1829 als Syzygites beschriebene Zygosporenträger, welche die auf S. 160 dargestellten grossen Zygosporen (und Azygosporen) entwickeln. Der keimenden Zygospore entsprosst eim Keimschlauch, welcher direct, ohne Mycelium zu bilden, zu einem, oder, sich verzweigend, zu einigen Sporenträgern auswächst. Aus der keimenden Spore entwickelt sich auf geeignetem Substrat ein Mycelium, das zuerst Zygosporenträger und nachher, rings um diese, Sporenträger erzeugt. Anomalien in diesem regelmässigen Generationswechsel kommen insofern vor, als das Mycelium die zweierlei Fruchtträger auch in umgekehrter Reihenfolge, oder geschlechtslose allein bilden kann. Nach Tulasne Cpt. rend. Tom. 41, p. 617 und einer in der Vignette vor den Tafeln der Sel. fung. carpol. befindlichen Zeichnung kommt es auch vor, dass beiderlei Fruchtformen auf verschiedenen Zweigen eines und desselben Fruchtträgers gebildet werden.

Ein jedenfalls ähnlicher Entwickelungsgang kommt Ehrenbergs Mucor stolonifer oder Rhizopus nigricans (Epist. de Mycetogenesi Tab. X) zu. An derben niederliegenden Schläuchen entwickeln sich einerseits die S. 160 beschriebenen Zygosporen, andrerseits, auf kurzen, aufrechten, einzeln oder büschelig beisammenstehenden Trägern geschlechtslose Sporangien. Das aus den Sporen erwachsene Mycelium entwickelt oft immer nur geschlechtslose Reproductionsorgane. Wo beiderlei Organe gebildet werden, ist keine strenge und regelmässige Succession derselben vorhanden. Die Zygosporenkeimung von Rhizopus ist noch nicht beobachtet.

Eine anscheinend regellose Pleomorphie der Fortpflanzungsorgane findet sich bei einer Art, die ich Mucor Mucedo nennen will, und welche von den Autoren unter diesem und wohl auch vielen anderen Namen beschrieben ist. Sie wächst spontan und in den Culturen auf faulenden Früchten, Speisen, Zuckerlösungen und besonders üppig auf Mist. Ihre genauere Kenntniss ist den Arbeiten von Woronin zu danken (vgl. Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pilze II). Zygosporen sind bei Mucor Mucedo noch nicht sicher gefunden worden. Aus seinem Mycelium erheben sich zuerst einfache oder mit einigen zerstreuten Zweigen versehene, verschieden starke Fruchtträger mit terminalen kugeligen Sporangien, die eine grosse Columella besitzen und ovale farblose Sporen bilden. Sehr oft bleibt es bei dieser Bildung. In anderen Fällen aber treten später aus dem Mycelium Fruchthyphen hervor, welche kurze, überaus reich dichotom verzweigte Aestchen treiben und auf den Enddichotomien dieser wiederum kleine kugelige, der Colu-

mella entbehrende Sporangien, Sporangiolen, mit 2 bis wenigen Sporen entwickeln. Die sporangiolentragenden Zweige entspringen entweder an den Seiten eines Fruchtfadens, der mit einem gewöhnlichen grossen Sporangium endigt, einzeln oder in Wirteln, die dem blossen Auge als weisse, kaum stecknadelkopfgrosse Kügelchen erscheinen; seltener nehmen sie das Ende der Fruchthyphe ein und diese entbehrt dann des grossen Sporangiums. Die sporangiolentragende Form ist unter den Namen Thamnidium elegans Lk. und Ascophora elegans Corda (Icon. III, 14) beschrieben und abgebildet. Zwischenformen zwischen ihr und dem nicht sporangiolentragenden Pilze finden sich nicht selten unter den typischen. Bei dem auf Mist wachsenden Mucor Mucedo tritt zuletzt, wenn die Sporangien- und Sporangiolenbildung nachlässt, eine dritte Form von Fruchtträgern aus dem Mycelium hervor, die als Conidienträger bezeichnet werden soll und von Berkeley und Broome (Ann. Magaz. nat. hist. 2d Ser., Vol. 13) zuerst als Botrytis Jonesii, von Fresenius (Beitr. z. Mycol. p. 97) unter dem Namen Chaetocladium beschrieben worden ist. Es sind aufrechte, schlanke Schläuche, die auf einer Höhe von etwa 5—6 Millim. einen oder einige in geringen Abständen übereinander stehende Wirtel von zwei bis sechs abstehenden Aesten tragen. Diese Aeste erster Ordnung tragen etwa in ihrer Mitte durchschnittlich drei wiederum wirtelig gestellte secundäre Zweige, deren jeder in seiner Mitte abermals zwei bis drei Wirtelästchen trägt. Die Enden der Zweige zweiter und dritter Ordnung laufen meistens in pfriemenförmige Spitzen aus, die Zweige der dritten Ordnung aber tragen wiederum unter der Spitze einen Wirtel von drei und mehr kurzen Aestchen, deren jedes drei bis funfzehn und zwanzig kugelige Sporen — Conidien — simultan abschnürt. Die Enden der tertiären Zweige tragen öfters gleichfalls statt der pfriemenförmigen Spitze einen ebensolchen Sporenstand. Einzelne Abweichungen von dem angegebenen Verzweigungsschema finden sich nicht selten (Fig. 72). Sporangien oder Sporangiolen sind auf den Conidienträgern nie gefunden worden.

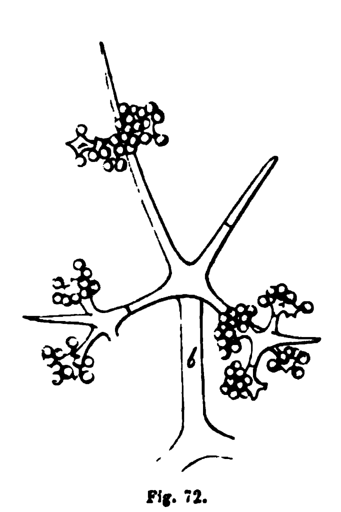


Fig. 72.

Die Keimung aller drei Sporenformen erfolgt leicht nach Aussaat in eiweisshaltige Zuckerlösung, Fruchtsäfte, schwer und bei den Conidien gar nicht in destillirtem oder Trinkwasser. Bei genau controlirten, auf dem Objectträger lückenlos beobachteten Aussaatversuchen keimten alle drei Sporenformen mit Schläuchen, die sich rasch zu einem reichästigen Mycelium entwickelten, und dieses trieb alsbald Fruchthyphen mit Sporangien, Sporangiolen oder intermediären Formen. Auch aus den Conidien erwuchs nur sporangientragendes Mycelium. Diese Culturresultate setzen somit ausser Zweifel, dass die drei beschriebenen Fruchtformen dem Entwickelungskreise der nämlichen Species

Fig. 72. Mucor Mucedo, Stück eines Conidienträgers, 200fach vergr., nach einer Zeichnung von M. Woronin. b Ast zweiter Ordnung.

angehören. Mucor Mucedo besitzt noch eine vierte Form hier zu erwähnender Organe, welche schon 1838 von Berkeley (Magaz. of Zoology and Botany Vol. II, p. 340), neuerdings von Bail (Flora 1857, p. 417) und Zabel (Mélanges biol. Acad. St.-Pétersbourg, Tom. III) beschrieben sind, und hier Brutzellen heissen mögen. An alten Mycelien nämlich, oder an solchen, wo durch mangelhafte Ernährung, Luftabsperrung und dergleichen die Sporenbildung gehindert wird, grenzen sich kurz-cylindrische, mit homogenem Protoplasma dicht erfüllte Stücke durch Querwände zu besonderen Zellen ab. Diese behalten cylindrische Gestalt oder schwellen zu Ei- oder fast Kugelform an. Sie entstehen einzeln oder reihenweise entweder in der Continuität der Fäden oder den Zweigenden; wo letzteres der Fall ist, stellen sie oft lange, einfache oder verästelte rosenkranzförmige Reihen dar, deren Glieder verbunden bleiben oder sich schliesslich von einander trennen. In eine geeignete Flüssigkeit, z. B. Zuckerlösung gebracht, wachsen diese Zellen, keimenden Sporen gleich, sofort zu einem normal fructificirenden Mycelium aus. Ebensolche, und zwar interstitielle Brutzellen hat Coemans bei Mucor Mucedo (M. vulgaris Coem.) und Rhizopus nigricans gefunden und Chlamydosporen genannt. (Spicilège mycologique Nr. 7, ex Bullet. acad. Belg. 2e Sér., Tom. XVI, Nr. 8.)

Zu den unzweifelhaft mit mehrerlei Fruchtformen versehenen Mucorinen gehört ferner der von Tulasne, Sel. Fungor. Carpol. I, p. 64 kurz erwähnte Azygites, dessen ausführlichere Beschreibung abzuwarten ist; und vielleicht auch die wunderbare Kickxella alabastrina Coemans (Spicil. mycol. Nr. 3), welche jedoch noch nicht genau genug untersucht ist um ein sicheres Urtheil zu gestatten.

Bei Pilobolus sind Organe, welche den Brutzellen von Mucor zu entsprechen scheinen, derbwandige, ovale Zellen, die den Enden kurzer Myceliumzweige aufsitzen, von Coemans (Spicil. mycol. Nr. 6) und Woronin gefunden worden. Coemans fand ferner bei alten Culturen von Pilob. oedipus eine Art Conidienbildung: die zu Anlagen gewöhnlicher Fruchtträger angeschwollenen Zweigenden des Myceliums trieben, statt zu Fruchtträgern auszuwachsen, aus ihrer Spitze mehrere fadenförmige, reich und wiederholt verzweigte Schläuche, die sich durch Querwände in cylindrisch-eiförmige, zuletzt sich von einander trennende Glieder, Conidien, theilten (Monogr. du genre Pilobolus, p. 54). Ueber die Keimung oder sonstige Weiterentwickelung dieser Organe liegen keine Untersuchungen vor. Zygosporen von Pilobolus hat vielleicht Woronin beobachtet. Auf einer über Winter eingetrockneten Cultur von P. crystallinus auf Kuhmist fanden sich kugelige grosse Zellen mit derber gelbbrauner, runzeliger Aussenhaut und farbloser Innenhaut. Sie sassen auf einer blasig-obconischen Erweiterung vertrockneter Myceliumfäden, wie die Azygosporen von Syzygites auf ihrem Suspensor, von einem zweiten Suspensor war nichts zu bemerken. Wiederangefeuchtet trieben diese Organe einen dicken aufrechten Keimschlauch, der sich, ohne Mycelium zu entwickeln, direct zu einem typischen Sporangiumträger ausbildete. Bei aller Aehnlichkeit dieser Erscheinungen mit den von Syzygites beschriebenen ist es zweifelhaft, ob es sich hier um Analoga der Zygosporen oder um derbwandige Ueberwinterungsformen einfacher Sporenträger handelte. Die in den Sporangien entwickelten Sporen von Pilobolus trieben auf geeignetem Substrat (zumal Mist oder dessen

Decoct) Keimschläuche, die sich direct zu einem sporangienbildenden Mycelium entwickeln. Man kann solche Culturen viele Generationen hindurch auf dem Objectträger machen, und Coemans hat (Monogr. p. 53) gezeigt, wie die Sporen durch Herbivoren zufällig verschluckt, noch im Darm des Thieres zu keimen beginnen, so dass auf den Excrementen alsbald die Sporangiumträger erscheinen. —

Für eine Reihe von Mucorinen liegt ferner eine Anzahl ganz zweifelhafter, auf Pleomorphie der Fructification bezüglicher Angaben vor. Bei Pilobolus fand Coemans (Spicilège Nr. 6) ausser den schon erwähnten Organen erstlich »eine zweite Art von Sporangien«, relativ kleine, zuletzt morgensternförmig-stachelige endständige Zellen. Sie lösen sich zuletzt vom Mycelium los, und »bedecken sich entweder mit einem fädigen, mehr oder minder dichten Filze, scheinen jedoch dabei nicht zu keimen; oder sie treiben eine Unzahl gestielter Knöspchen, die zu farblosen Sporen heranwachsen; oder, am häufigsten, erzeugen sie endogene Sporen« durch Theilung des Protoplasma. Die Erklärung dieser Angaben ist von ferneren Untersuchungen zu erwarten; ich habe morgensternförmige Zellen, welche auf Coemans' Beschreibung und Abbildung ziemlich gut passen, auf Mist oft beobachtet, mit und ohne Pilobolus, aber auf einem zartfädigen, farblosen Mycelium, das mit dem vom Pilobolus nur den Standort gemein hatte. Zweitens beschreibt Coemans eine zweite Form von Conidien des Pil. oedipus; sie werden auf den Astenden fächerförmig verzweigter (penicilliumähnlicher) Myceliumäste abgeschnürt. Auch über sie sind genauere Angaben abzuwarten.

Bei Rhizopus nigricans fand Coemans eine ganze Anzahl verschiedener Organe. Erstlich neben den gewöhnlichen Sporangien kleinere, — vielleicht Krüppelformen, wie solche häufig sind, oder Organe, welche den Sporangiolen von Thamnidium entsprechen. Zweitens proliferirende Sporangien, deren Beschreibung hier unterbleibt, weil sie ohne Zweifel nur alte, von einem kleinen Fadenpilze überwucherte oder durchwachsene Sporangien oder Columellen sind. Drittens Conidien, deren flüchtige Beschreibung ebenfalls vermuthen lässt, dass sie dem Rhizopus fremd sind. Viertens die schon oben erwähnten Chlamydosporen. Fünftens Pycniden: Spindelförmige, 1—5 Mm. lange und bis ½ Mm. dicke, manchmal auch unregelmässig gestaltete Körper, welche meist einzeln von den derberen Myceliumfäden entspringen, mit einer vielzelligen Wand und einer axilen, conisch-cylindrischen Columella versehen und von zahlreichen kleinen Sporen (»Stylosporen«) erfüllt sind. Diese Organe entwickeln sich, wenn die Sporangienbildung aufgehört hat. Ihre Bedeutung muss zweifelhaft bleiben, so lange über ihre Entwickelung nichts näheres bekannt ist.

Ansichten über den Pleomorphismus der Mucorinen, welche viel weiter gehen, als die bisher angeführten, hat Bail ausgesprochen. (Ueber Krankheiten der Insecten durch Pilze. In d. Bericht der Vers. D. Naturforscher zu Königsberg. Die wichtigsten Sätze der neueren Mykologie. Nov. Act. Acad. Natur. Curios. Band 28.) Nach ihm sind Entomophthora, Achlya prolifera und Mucor Mucedo nur Formen einer Species. In Bierwürze entwickelt sich aus Mucor Mucedo Bierhefe, Hormiscium Cerevisiae, und die oben (S. 175) unbeantwortet gebliebene Frage nach dem Ursprung der Entomophthora in den Fliegen beantwortet er: wenn Hefe von Fliegen gefressen wird, bilden sich die Hefezellen im Innern

des Thieres zu den Anfängen von Entomophthora aus. Was die erste dieser Angaben betrifft, so ist von dem vermuthlichen Zusammenhange zwischen Entomophthora und Saprolegnia oben (S. 175) die Rede gewesen. Die a priori nicht wahrscheinliche Ansicht, dass Mucor Mucedo nur eine Form von Achlya sei, gründet Bail auf die Beobachtung einer Portion Mücken, die von Entomophthora erfüllt waren, und aus denen, bei Cultur auf feuchtem Moose, überall Mucor Mucedo hervorbrach. Da die Entomophthora vor Erscheinen des Mucor schon fructificirt hatte, und letzterer ein allverbreiteter Schimmelpilz ist, berechtigt die eine Beobachtung Bails zu nichts weniger als seiner Behauptung. Wir haben viele mannigfach variirte Versuche, einen genetischen Zusammenhang zwischen Mucor und Saprolegnieen nachzuweisen, nur verneinende Resultate ergeben.

Die zweite Ansicht Bails führt auf die Frage nach der Natur und Entstehung der Alkoholgährung erregenden Fermentorganismen oder Hefepilze, eine Frage, die hier ihre Besprechung finden mag, da wir über den Ort, wo sie wirklich hingehört, noch im Unklaren sind. Die Bierhefe, Hormiscium Cerevisiae Bail, Cryptococcus Cerevisiae Kützing (s. Fig. 50) besteht nach vollendeter Gährung aus rundlichen, mit einzelnen länglich ovalen untermischten Zellen von durchschnittlich $^1/_{95}$ Mm. Durchmesser, dunkelm Contour, homogenem, einzelne kleine Körnchen enthaltendem und oft eine grössere oder zwei bis drei kleine Vacuolen umschliessendem Protoplasma. In gährungsfähiger Flüssigkeit beginnt an diesen Zellen die oben beschriebene »hefeartige Sprossung« und wiederholt sich eine Anzahl von Generationen hindurch. Die neu entstandenen Sprosszellen sind anfangs zärter contourirt, blässer und zu rosenkranzförmigen, ästigen Kettchen verbunden; sie nehmen allmählich das erwähnte Ansehen der älteren an und trennen sich mit dem Ende der Gährung von einander. Eine erhebliche Verschiedenheit zwischen Oberhefe und Unterhefe, und die Angabe Mitscherlichs (Poggend. Ann. Bd. 59), dass sich bei ersterer die Zellen durch Bildung endogener, zuletzt aus der aufreissenden Membran austretender Tochterzellen vermehren, hat sich in neuerer Zeit nicht bestätigt. — Die Hefe des gährenden Weinmostes (Crypt. vini Kg.) finde ich durch kleinere, zartere, ovale und an beiden Enden fast spitze Zellen von der Bierhefe verschieden. Aehnliche Bildungen wie die beiden genannten, durch Gestalt und Grösse der Zellen von einander verschieden, finden sich bekanntlich in organischen Flüssigkeiten sehr verbreitet und sind unter den Gattungsnamen Torula, Hormiscium, Cryptococcus (Kützing spec. algar.) u. s. w. beschrieben. Auch die Mycodermen Pasteur's schliessen sich hier an.

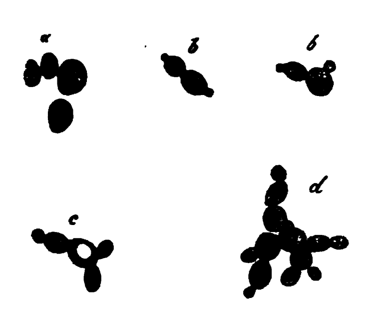


Fig. 50 (vgl. Seite 120).

Ueber die Natur und Entstehung dieser Organismen herrschen zweierlei Ansichten, welche vorzugsweise für die Bier- und die Mosthefe discutirt worden sind. Die Einen betrachten die Hefepilze als Organismen sui generis, welche in den gährungsfähigen Flüssigkeiten aus ihren eigenen, specifischen Keimen entstehen (Schwann, Pasteur). Die ältere, unter den Phytotomen noch von

der Hefezellen zu cylindrischen, den Anfängen von Myceliumfäden ähnlichen Schläuchen gar zu leicht auf einer Verwechselung ächter Hefe mit beigemengten hefeähnlichen Zellen beruhen kann. Berkeley gibt an, er habe Hefezellen an der Luft direct zu fructificirendem Penicillium glaucum auswachsen sehen; Anderen und mir selbst ist dies nicht gelungen, und bei der Allverbreitung des Penicillium glaucum einerseits und andererseits der Leichtigkeit, mit welcher seine keimenden Sporen mit Hefezellen verwechselt werden können, hat eine derartige vereinzelte Beobachtung wenig Beweiskraft.

Nach Bail würden sich die Hefezellen, wenn sie von Fliegen gefressen werden, weiter ausbilden, und zwar entweder zu Mucor oder Entomophthora oder Achlya. Die Beobachtung eines derartigen Entwickelungsganges begegnet aber zu vielen Quellen von Täuschungen und Irrthümern, als dass derselbe nach den dermalen vorliegenden Thatsachen für erwiesen betrachtet werden dürfte.

Nach allem dem bedarf die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Hefe und vieler hefeähnlicher Zellen zu ihrer klaren Lösung noch fernerer sorgfältiger Untersuchungen, und zur Zeit ist es geboten, diese Gebilde für Organismen sui generis zu betrachten. Ihr Zusammenhang mit typischen Pilzen bleibt allerdings nach den bekannten Thatsachen von hefeartiger Sprossung an solchen (Dematium, Exoascus) in hohem Grade wahrscheinlich.

Litteratur

über Entstehung und Morphologie der Hefe.

Die ältere Litteratur findet sich in den zu nennenden Arbeiten.

Bail, Ueber Hefe. Flora 1857, p. 417; und in den oben (pag. 180) citirten Arbeiten.

Berkeley, Introduction to crypt. Botany, p. 242 u. 299. Berkeley u. Hoffmann, in Morton's Cyclopaedia of Agriculture, Art. Yeast (nach Berkeley's Citat).

H. Hoffmann, Mycolog. Studien über die Gährung. Bot. Ztg. 1860, p. 41. Idem, in Comptes rendus, Tom. LX (1865).

L. Pasteur, Mémoire sur la fermentation alcoolique. Ann. Chim. et Phys. Tome LVIII (1860).

Vgl. auch Tulasne, Fungor. carpol. I, p. 154 und meine oben (S. 75) citirte Arbeit über Exoascus.

John Lowe, Development of the Yeast plant. Ann. Mag. Nat. hist. 2d Ser. Vol. XX, p. 304.

4. Uredineen.

Einen reichen und jedenfalls unter allen Pilzen den bestbekannten Pleomorphismus und Generationswechsel zeigen die Uredineengattungen Puccinia und Uromyces oder doch die Mehrzahl ihrer Arten, wie Puccinia graminis P., P. Tragopogonis Cd., Uromyces appendiculatus, U. Phaseolorum u. a. m. Die Entwickelung dieser pflanzenbewohnenden Parasiten schliesst im Spätjahr ab mit der Bildung derbwandiger Sporen, die ich Teleutosporen nenne, welche auf dem Ende fadenförmiger Sterigmen einzeln (Uromyces) oder paarweise übereinander (Puccinia) gebildet werden und sich von den Sterigmen nie spontan lostrennen. Nach Ueberwinterung keimen die Teleutosporen, indem jede ein Promycelium treibt, welches meist drei bis vier Sporidien bildet. (Vgl. S. 151,

Fig. 61). Die Sporidien treiben sofort kurze Keimschläuche, und diese dringen, auf eine geeignete Nährpflanze gelangt, die Wände der Epidermiszellen durchbohrend in das Parenchym ein, um hier sofort zu einem Mycelium heranzuwachsen. Nach durchschnittlich acht bis zehn Tagen beginnt an diesem die Bildung neuer, unter der Epidermis des Wirthes entstehender und durch diese zuletzt nach aussen hervorbrechender Fructificationsorgane: der Aecidien und ihrer constanten Begleiter, der Spermogonien. Die letzteren, von deren Bau oben (S. 168, Fig. 71) die Rede war, erscheinen zuerst. Rings um eine Gruppe von Spermogonien oder ordnungslos zwischen diesen zerstreut treten später die Aecidien auf. Als erste Anfänge dieser findet man in den Intercellularräumen des subepidermalen Parenchyms dichte, aus verfilzten Myceliumfäden gebildete Geflechte mit lufthaltigen Interstitien, anfangs kaum grösser als eine Parenchymzelle, allmählich an Umfang zunehmend und die umgebenden Elemente des Parenchyms verdrängend. Von dem Centrum gegen den Umfang hin fortschreitend nehmen die einzelnen Zellen der anfangs schmal cylindrischen Fäden, aus denen das Geflecht besteht, an Umfang derart zu, dass dieses allmählich das Ansehen eines Pseudoparenchyms oder Merenchyms erhält mit runden oder ovalen, zartwandigen wasserhellen Zellen und engen lufthaltigen Interstitien. Dieser Merenchymkörper (im Wesentlichen das von mir früher so genannte Perithecium darstellend) bleibt rings umgeben von einem Geflechte gewöhnlicher und in seine äusseren Elemente continuirlich übergehender Myceliumfäden. Es liegt mit seiner einen Seite (Scheitel) nahe unter der Epidermis des Wirthes, seine entgegengesetzte Seite (Grund) ragt tief in das Parenchym hinein (Fig. 74, A). Seine Gestalt ist kugelig oder von dem Scheitel nach dem Grunde hin abgeplattet. In dem Grunde des Merenchymkörpers, und zwar in der Fläche wo dieser an das umgebende Mycelium grenzt, tritt nun das Hymenium

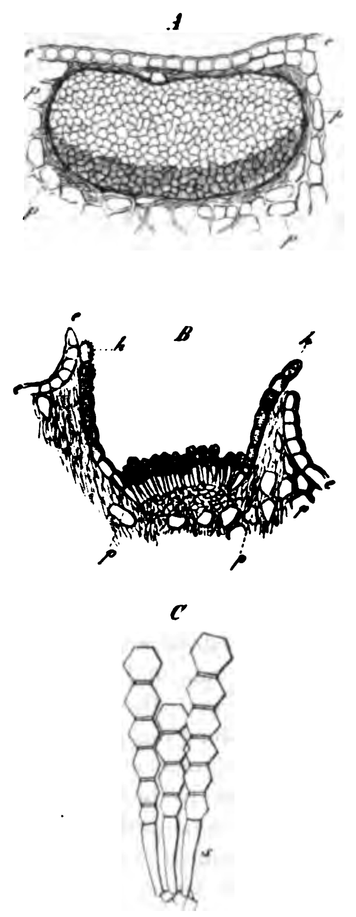


Fig. 74.

Fig. 74. Aecidium. *A* (Vergr. 100) Aecid. der Puccinia Tragopogonis Cord. Jugendlicher Entwickelungszustand: Merenchymkörper, der dunkle Streif in seinem Grunde bezeichnet die Region, in der später das Hymenium auftritt. *B* (Vergr. 90) Aecidium von Uromyces appendiculatus?) auf Trifolium repens, dünner Längsschnitt durch einen reifen offenen Becher. *h* Hulle oder Pseudoperidie. In *A* u. *B* ist *e* Epidermis, *p* Parenchymzellen der Nährpflanze. *C* Von Puccinia graminis, 390fach vergr. Umrisse von 3 Basidien (*s*) aus dem Grunde eines Bechers, mit Sporenketten auf ihrem Scheitel.

auf: eine kreisförmige, seltner unregelmässig gestaltete, lückenlose Schichte kurz cylindrisch-keulenförmiger, senkrecht gegen den Scheitel gerichteter Basidien, deren jede eine einfache lange Reihe von Sporen in basipetaler Folge abschnürt (Fig. 74, *C*). Die Sporen sind rundlich-polyedrisch, seltner oval. und von dichtem, durch rothgelbes Oel gefärbtem, seltner farblosem Protoplasma erfüllt.

Das Hymenium und die von ihm ausgehenden Sporenreihen werden umgeben von einer häutigen, aus einer einfachen Zellschicht bestehenden Hülle (Peridie, Pseudoperidie, Paraphysenhülle), deren Zellen reihenweise geordnet sind, wie die Sporen, und welche gleich den Ketten der letzteren und mit denselben Schritt haltend dadurch wächst, dass ihr vom Grunde aus fortwährend neue Elemente hinzugefügt werden. Eine den Rand des Hymenium einnehmende ringförmige Reihe von Bildungszellen, gleichsam Basidien, vermittelt dieses Wachsthum. Die Zellen der Hülle stehen seitlich mit einander in lückenloser Verbindung, die obersten neigen und schliessen über dem Scheitel der Sporenketten zusammen. Alle haben polyedrische Form und sind von den Sporen unterschieden durch beträchtlichere Grösse, stärker verdickte, oft sehr zierliches Stäbchengefüge (vgl. Seite 127) zeigende Wand und spärlich körnigen oder ganz wasserhellen, zuletzt oft luftführenden Inhalt. Schon aus dem Mitgetheilten geht hervor, dass die Hülle ein Theil des Sporenlagers ist, gleichsam aus einer peripherischen Schichte steriler Sporen gebildet wird. Sie tritt gleichzeitig mit dem Hymenium oder vielleicht schon kurz vorher auf. Durch die stete Nachschiebung neuer Elemente vom Grunde aus und die Vergrösserung der angelegten nimmt das Sporenlager mit seiner Hülle an Umfang zu und drängt sich in den Merenchymkörper ein. Sein Wachsthum in die Dicke drückt die Zellen des letzteren oft bis zur Unkenntlichkeit zusammen. In Folge seiner Verlängerung wird erst der Scheitel des Merenchymkörpers durchbohrt, dann die Epidermis der Nährpflanze durchrissen, das Lager tritt über diese hervor und wächst, wenn es vor Verletzung geschützt ist, durch stete Neubildung vom Grunde aus, zu einer bis 1 Mm. langen, sporenerfüllten Röhre heran. Nach Durchbrechung der Epidermis trennen sich die Zellen der Hülle im Scheitel von einander, diese wird becherförmig geöffnet (Fig. 74, *B*), die obersten reifen Sporen fallen aus, und dieses Zerfallen der Hülle und der Sporenketten schreitet gegen den Grund des Lagers fort, rascher im Freien und bei wechselnder Feuchtigkeit der Umgebung als an sorgfältig geschützten Culturexemplaren.

Die Aecidiumsporen sind vom Augenblick der Abschnürung oder Reife an keimfähig und treiben bei der Keimung gekrümmte, einfache oder ästige Schläuche, welche in die Spaltöffnungen der Nährpflanze eintreten, um in deren Intercellularräumen rasch zu einem Mycelium heranzuwachsen. Nach wiederum sechs bis zehn Tagen bildet dieses von neuem Fruchtlager, welche als Uredo bezeichnet werden: flache, rundliche, aus verfilzten Hyphen bestehende Polster, dicht unter der Epidermis liegend, und auf ihrer ganzen dieser letzteren zugekehrten Oberfläche mit fadenförmigen Basidien bedeckt, welche je eine runde oder längliche Spore abschnüren (Fig. 53, *u*). Mit der Sporenbildung durchbrechen die Lager die Epidermis. Die Uredosporen (Stylosporen Tulasne) keimen wie die Aecidiumsporen, und ihre Keimschläuche treten gleichfalls durch die Spaltöffnungen in die Nährpflanze. Das aus ihnen entstandene Mycelium

bildet wiederum nach sechs bis zehn Tagen Fruchtlager und zwar immer nur wieder Uredo: sie reproduciren also immer wieder die gleiche Form der Species. Die Uredosporen nehmen daher in geometrischer Progression an Menge zu, und vermöge ihrer hierdurch bald ins Ungeheure wachsenden Anzahl sowie ihrer hohen Keimfähigkeit sind sie vorzugsweise die Organe, durch welche die massenhafte und schnelle Verbreitung der Uredineen erfolgt. Das nämliche Mycelium, welches die Uredo erzeugt, bildet zuletzt wiederum Teleutosporen, entweder in den Uredolagern selbst (Fig. 53), oder in besonderen Hymenien. Bei den beschriebenen Arten treten somit, abgesehen von den Spermogonien, viererlei Fortpflanzungsorgane und Sporenformen theils in regelmässiger Succession, theils in strengem Generationswechsel auf. Manchmal, aber keineswegs constant, kommt dabei noch der Fall vor, dass das aus den Sporidien entstandene Mycelium nach Reifung der Aecidien noch Uredo- und Teleutosporenlager erzeugt.



Fig. 53 (vgl. Seite 128).

Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass die Organe, welche dermalen Uredo, Aecidium genannt werden, früherhin für Repräsentanten besonderer Arten, resp. Gattungen betrachtet wurden, und dass ihre Namen ursprünglich zur Bezeichnung dieser Formgenera dienten, während die Benennungen Puccinia, Uromyces für die Teleutosporen allein galten. Der Höhepunkt des beschriebenen Entwickelungsganges wird unstreitig durch das Aecidium bezeichnet, da dieses Organ, auch abgesehen von der steten Begleitung der Spermogonien, von allen anderen durch Complication des Baues und der Bildungsgeschichte ausgezeichnet ist.

Für die meisten Genera der Uredineen sind durch Tulasne's Untersuchungen Uredo, Teleutosporen und Sporidien nachgewiesen, welche, bei aller Mannigfaltigkeit der einzelnen morphologischen Verhältnisse, mit den oben beschriebenen in ihren wesentlichen Eigenschaften, besonders auch den Keimungserscheinungen, vollkommen übereinstimmen. Ferner ist eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Aecidien bekannt (den früheren Formgenera Aecidium, Roestelia, Peridermium angehörend), deren Entwickelungszusammenhang zwar noch nicht sicher ermittelt, aber, nach dem durchaus übereinstimmenden Bau und der gleichen Keimungsart zu urtheilen, gewiss ein ähnlicher ist, wie bei den beschriebenen Puccinien. Es ist daher kaum zu bezweifeln, dass den meisten Uredineengattungen der für die letztgenannten dargestellte Entwickelungsgang, welcher seinen Gipfelpunkt mit dem Aecidium erreicht, eigen ist. Bei der grossen Anzahl und Mannigfaltigkeit der einzelnen Arten ist allerdings schon von vornherein zu vermuthen, dass in dem Verlaufe dieses Entwickelungsganges mancherlei Modificationen und Variationen vorkommen werden, und eine Anzahl solcher kennt man bereits. So erstlich das Vorkommen von Spermogonien als Begleiter der Uredo- und Teleutosporenlager, z. B. bei Puccinia Compositarum (Uredo suaveolens), P. Anemones u. a. Das Vorkommen von Teleutosporen-

lagern ohne Uredo bei bestimmten Arten (z. B. Puccinia compacta, P. Dianthi u. s. f.). Ferner ist durch Tulasne bekannt, dass die Teleutosporen sowohl bestimmter Genera (Coleosporium, Podisoma, Cronartium), als auch einer Anzahl von Puccinia-Arten, unmittelbar nach der Reife und ohne zu überwintern ein sporidienbildendes Promycelium trieben. Bei einer dieser Arten, der Puccinia Dianthi DC., treten die Sporidienkeime durch die Spaltöffnungen in die Nährpflanze ein und wachsen sofort zu einem Mycelium heran, welches wiederum neue Teleutosporenlager erzeugt. Weder Uredo noch andere Entwickelungsglieder konnten bei dieser Art bis jetzt aufgefunden werden. Podisoma Juniperi Sabinae hat nach Oersteds Untersuchungen den oben beschriebenen Entwickelungsgang (sein Aecidium ist die Roestelia cancellata Rebent.), aber ohne Uredo.

Die bemerkenswertheste Ausnahme von dem oben beschriebenen Entwickelungsgange macht jedenfalls die Gattung Endophyllum (E. Sempervivi Lév. und E. Euphorbiae dBy.). Die Aecidien dieser Pilze, denen der übrigen Genera in Structur und Entwickelung völlig gleich, bilden Sporen, welche unmittelbar nach der Reife keimfähig, ein sporidientragendes Promycelium treiben. Aus den die Epidermiszellen der Nährpflanzen durchbohrenden Keimschläuchen der Sporidien entwickelt sich ein Mycelium, das nach Jahresfrist wiederum Spermogonien und Aecidien bildet. Die Entwickelung der Uredo- und Teleutosporen fehlt gänzlich, sie wird gleichsam übersprungen.

Litteratur.

Unger, Die Exantheme d. Pflanzen. Wien 1833.
Die übrigen älteren Arbeiten sind in den sogleich zu nennenden aufgezählt.
Léveillé, Sur la dispos. des Urédinées, Ann. sc. nat. 3e Sér. Tom. VIII. u. Artikel Urédinées in d'Orbigny, Dict. hist. nat.
Tulasne, Mém. sur les Ustilaginées et les Urédinées. Ann. sc. nat. 3e Sér. Tom. VII. u. besonders Second Mémoire s. l. Urédinées et les Ustilaginées. Ann. sc. nat. 4e Sér. Tom. II.
Kühn, Krankheiten d. Culturgewächse. Berlin 1859.
de Bary, Rech. sur les Champignons parasites. Ann. sc. nat. 4e Sér. Tom. XX. (pag. 64).
—— Unters. über d. Brandpilze. Berlin 1853.
—— Ueber Caeoma pinitorquum. Monatsber. d. Berl. Acad. Decbr. 1863.
—— Neue Unters. über Uredineen. Ibid. 1865.

5. Ustilagineen.

Tilletia Caries Tul., Ustil. destruens, U. Carbo sind die einzigen Arten dieser Endophyten, bei welchen der Entwickelungsverlauf einigermassen bekannt ist. Die derbwandige Spore treibt beim Keimen ein Promycelium, welches, wie auf Seite 151 (Fig. 62, 63) beschrieben wurde, Sporidien bildet. Die feinen Keimschläuche, welche von diesen oder den durch sie abgeschnürten secundären Sporidien getrieben werden, dringen nach Kühn's und Hoffmann's Untersuchungen in die Axen der keimenden Getreidepflänzchen ein, entwickeln sich im Innern derselben zu einem Mycelium und dieses wächst mit der Getreidepflanze empor, um zuletzt in die Fruchtknoten einzutreten und hier von neuem Sporen zu bilden.

Bei anderen Ustilagineen — übrigens nicht allen Genera — kennt man Sporen, Promycelium und Sporidien, aber nichts von der Weiterentwickelung der letzteren. Untersuchungen über diese dürften interessante Resultate versprechen.

Zweierlei derbwandige Sporen fand ich bei Sorisporium Saponariae. Die weitaus grössere Mehrzahl bilden die oben (Seite 125) beschriebenen massenhaft angehäuften Knäuel oder Glomeruli. Auf der Aussenseite der ersten Glomeruli, welche von einem Lager erzeugt werden, entstehen ausserdem solitäre Sporen von rundlicher Gestalt und mit gelbbrauner Membran in den anschwellenden Enden vereinzelter Myceliumzweige. Die Zahl dieser Solitärsporen ist stets eine relativ sehr geringe.

Die Litteratur der Ustilagineen findet sich an den bei den Uredineen angeführten Orten.

6. Hymenomyceten. Gastromyceten.

Der Entwickelungsverlauf dieser »höheren« Schwämme ist lückenhaft bekannt. Von den typischen, basidiogenen Sporen vieler Hymenomyceten sind die ersten Keimungsstadien, kurze, einfache oder ästige Keimschläuche, in neuerer Zeit mehrfach beobachtet worden, andererseits kennt man die Bildung der typischen Fruchtträger auf dem Mycelium. Wie aber letzteres aus den Keimschläuchen entsteht und welche Entwickelung es durchmacht bis zum Auftreten neuer Fruchtträger, darüber ist, einzelne unten zu erwähnende Notizen abgerechnet, so gut wie nichts bekannt. Zwar liegen seit Micheli (N. plant. gen. p. 136) mehrfache Angaben vor über das Entstehen des Myceliums von Hymenomyceten und einzelnen Gastromyceten aus Sporen. Weinmann bekam nach Aussaat der Sporen von Agaricus lepideus Fr. im ersten Jahre Mycelium, in den beiden folgenden auf diesem Fruchtträger (Fries in Linnaea V, p. 503). Ein Freund Willdenow's erzog sich aus den Sporen von Phallus impudicus eine Plage für seinen Garten (Usteri, Annalen, Heft III [1792], p. 59, nach Tulasne). Und der Pariser Akademie wurden neuerdings colossale Exemplare von Agaricus campestris vorgelegt, welche angeblich aus Sporen erzogen waren (Cpt. rend. 1861, Tom. 53, p. 235, 671, vgl. Nylander, Flora 1863, p. 307). Allein alle diese Versuche zeigen im besten Falle nur das Eine, dass da, wo die Sporen hingesäet waren, nach kürzerer oder längerer Zeit fruchttragendes Mycelium erscheint. Ueber die Entwickelungsgeschichte geben sie nicht den geringsten Aufschluss, zumal da nirgends auch nur die erste Keimung der Sporen durch directe Beobachtungen controlirt ist. Mir ist unter den hierher gehörenden, bis jetzt beschriebenen Culturversuchen nur einer bekannt, welcher den heutigen Anforderungen einigermassen, wenn auch wegen mangelhafter Beobachtung des Keimungsanfanges nicht vollkommen genügt. Krombholz (Essb. Schwämme, Heft I, p. 5) säete die Chlamydosporen (s. unten) von Nyctalis asterophora mit der nöthigen Vorsicht auf eine junge Russula adusta und sah in den nächsten Tagen genau auf den besäeten Punkten die ersten Anfänge des Mycelium, am 9ten Tage nach der Aussaat die ersten Anlagen der Fruchtträger auftreten und diese bis zum 20ten Tage eine normale Ausbildung und Reife erreichen.

Positive Resultate, die jedenfalls für fortgesetzte ausgedehntere Unter-

suchungen Erfolge erwarten lassen, habe ich bei Aussaatversuchen von Coprinus erhalten. In eine kleine, in ein Uhrschälchen gebrachte, vorher längere Zeit gekochte Portion Kaninchenmist, der auch sich selbst überlassen nur einzelne Exemplare von Coprinus stercorarius Fr. trug, wurden Sporen des leicht erkennbaren Copr. fimetarius Fr. gesät. Schon zehn Stunden nach der Aussaat keimten sie, nach vierundzwanzig Stunden waren die Keimschläuche mit sehr zahlreichen feinen Aesten versehen, und diese durchwucherten nun reichlich den Mist, ein sehr zartes, nur mit dem Mikroskop nachweisbares Mycelium bildend. Vom 19ten Tage nach der Aussaat an traten die ersten Anfänge neuer Fruchtträger auf, und allmählich wurden diese sehr zahlreich und erreichten eine sehr bedeutende Grösse. Mucor Mucedo und Pilobolus, deren Sporen nachweislich mit denen des Coprinus in die Aussaat gelangten, waren die einzigen Pilzformen, die ausser der genannten Species in geringer Entwickelung in der Cultur auftraten. Von anderen Fortpflanzungsorganen als den typischen gestielten Hüten trat an dem Coprinus-Mycelium keine Spur auf. Die Versuche wurden im December und Januar im Zimmer angestellt. Spätere, zu verschiedenen Zeiten selbst auf dem Objectträger gemachte ähnliche Culturen von Copr. fimetarius und stercorarius ergaben immer die gleichen Resultate.

Ueber das Vorkommen von anderen Reproductionsorganen als den typischen Basidien (S. 111 ff.) an den ausgebildeten Fruchtträgern sowohl als dem Mycelium liegt für die Hymenomyceten eine Anzahl von Angaben vor. In erster Linie sind hier zu nennen die Tremellinen mit den schon oben beschriebenen Spermatien in dem Hymenium und der Promycelium- und Sporidienbildung an den keimenden Sporen, deren Entdeckung wir Tulasne verdanken (vergl. oben S. 154, 165). Oersted hat kürzlich (»Oversigten« d. Verhandl. d. K. D. Ges. d. Wissensch. Jan. 1865) eine schöne Darstellung von Conidien gegeben, die — seiner Ansicht nach unzweifelhaft — dem Agaricus variabilis P. zukommen. Kurze, unseptirte, aufrechte Fruchthyphen erheben sich von den Myceliumfäden dieses Pilzes und schnüren auf ihrer Spitze simultan ein Köpfchen ovaler Sporen ab, nach Art von Corda's Formgenus Cephalosporium.

Ferner ist hier zu nennen Agaricus racemosus Pers. Der aus einem Sclerotium entspringende schlanke Stiel dieses Pilzes endigt an völlig entwickelten Exemplaren in einen schirmförmigen Hut, der, den vorhandenen älteren Beschreibungen und Abbildungen zufolge, die typische Agaricinenstructur besitzt. Der Stiel ist seiner ganzen Länge nach mit kurzen haardünnen, abstehenden Aestchen besetzt, welche von Fries (Epicris. p. 90) und Berkeley (Crypt. Bot. p. 365) mit den Fruchtträgern der Formgattung Stilbum verglichen werden, d. h. gleich diesen an ihren Enden zahlreiche, reihenweise geordnete Sporen (Conidien) abschnüren, die miteinander ein weich gallertiges Köpfchen bilden. An anderen Exemplaren ist die Verzweigung unregelmässiger und auch der Hauptstiel mit einem Conidienköpfchen geendigt. Die Conidien haben nach Tulasne's Untersuchung (Fung. Carpol. I, p. 110) ovale oder längliche Form und treiben nach Aussaat in Wasser lange Keimschläuche.

Auf den Enden kurzer Myceliumstränge von Agaricus vulgaris Fr. sah Hoffmann (Bot. Ztg. 1856, p. 158) hier und da kleine cylindrische Zellchen reihenweise abgeschnürt werden, die er Spermatien nennt. Aehnliches gibt Coemans für das Mycelium von Coprinus ephemerus an (Spicilège mycol. Nr. 5. Bul

Acad. Belg. 2e Sér., T. XV, Nr. 5), während er gleichzeitig die Glieder der rosenkranzförmigen Haare anderer Coprini ohne irgend zureichenden Grund als »Conidien« beschreibt.

Ich habe (Botan. Zeitg. 1859, p. 385) das Vorkommen von zweierlei Sporen in den Fruchtträgern der Fries'schen Agaricinenspecies Nyctalis asterophora angegeben. Die Fruchtträger dieses Pilzes entwickeln sich nach Art der typischen gymnocarpen Agaricinen. Das lockere lufthaltige Geflecht radial divergirender zarter Fäden, welches die ganze obere Seite des Hutes bildet, entwickelt schon früh allenthalben zahlreiche sternförmige Chlamydosporen (vgl. S. 129 u. Fig. 75) oder Macroconidien von gelbbrauner Farbe, es stellt bei völliger Ausbildung eine bis 1 Mm. dicke, gelbbraune, endlich zerfallende Schicht dar. Auf der Unterfläche kräftiger Hüte entwickeln sich Lamellen und in diesen meist spärliche viersporige Basidien. Das Gewebe der unteren Hutseite, welches die Lamellen trägt, ist im ausgebildeten Zustande von dem des Chlamydosporenlagers durch Gestalt und Grösse seiner Zellen wesentlich verschieden. An jungen Exemplaren dagegen besteht der Pilz aus lauter gleichartigen Hyphen, und zwischen denen der Hutunterseite und des Chlamydosporenlagers ein continuirlicher Zusammenhang, die letzteren sind Zweige der ersteren. An anderen Exemplaren kommt die Entwickelung der Lamellen und Basidien gar nicht zu Stande. Tulasne gibt in den Chlamydosporenlagern noch eine dritte Form von Sporen, Microconidien, an, kleine farblose, cylindrische Zellen, welche in langen Reihen abgeschnürt werden. Eine zweite, gleich der N. asterophora auf grösseren Agaricis, zumal Russula adusta Fr. wachsende Art, N. parasitica Fr. bildet elliptische, glatte Chlamydosporen in dem ganzen Gewebe der dickangeschwollenen Lamellen, die übrigen Theile des Huts sind frei davon. Typische viersporige Basidien fand Tulasne öfters vereinzelt in denselben Lamellen mit den Chlamydosporen, in meinen Exemplaren waren sie nie vorhanden. Die Ansicht, nach welcher die Chlamydosporen Organe der Nyctalis sind, gründet sich bei beiden Arten darauf, dass die Fäden, von welchen sie erzeugt werden, von denen des übrigen Gewebes deutlich als Zweige entspringen, was zumal an jüngeren Exemplaren unzweifelhaft zu sein scheint.

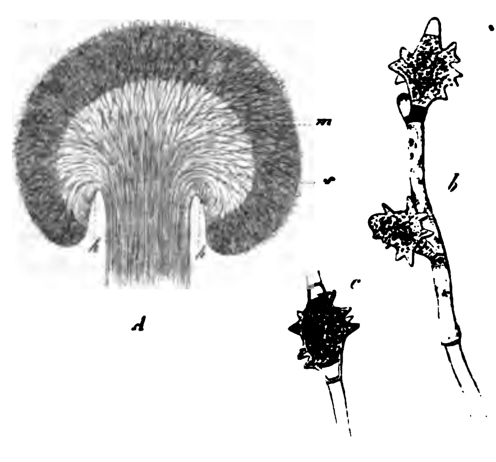


Fig. 75.

Tulasne ist (Ann. sc. nat. 4e Sér., Tom. XIII, p. 5) dieser Ansicht ent-

Fig. 75. Nyctalis asterophora Fr. *A* junges Exemplar, senkrechter Durchschnitt, in durchfallendem Licht, schwach vergr. *m* Hymenophorum. *s* Chlamydosporenlager, *h* Hymeniumanlage. *b* Hyphe mit 2 halbreifen, *c* reife Chlamydospore (s. oben S. 129), beide 390mal vergr.

gegengetreten. Er hält, wie schon vor ihm Corda, Bonorden und Andere (vgl. Bot. Ztg. l. c.) gethan hatten, die Chlamydosporen (nebst den Microconidien von N. asterophora) für Organe zweier Schmarotzerpilze, welche eine besondere auf Russula u. s. f. wachsende Agaricus-Species, Ag. parasiticus, bewohnen und mehr oder minder entarten machen, und stellt diese Schmarotzer in die pilzbewohnende Sphaeriaceengattung Hypomyces, als H. asterophorus und H. Baryanus. Die Gründe für seine Meinung nimmt Tulasne von der Aehnlichkeit der beschriebenen Organe mit den gleichnamigen anderer Hypomyces-Arten her, deren Parasitismus auf Agaricinen unzweifelhaft ist; ferner von der Thatsache, welche ich bestätigen kann, dass die Chlamydosporen zuweilen auch vereinzelt auf dem Mycelium der Nyctalis entstehen, welches in oder auf der Russula wächst; und endlich von dem Vorkommen unzweifelhafter Perithecien in Gemeinschaft mit den Chlamydosporen auf Nyctalis asterophora. Einen Fehler in der anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung, auf welche ich meine Ansicht gründete, hat er nicht nachgewiesen.

Tulasne's Ansicht hat so grosse Wahrscheinlichkeit, dass ich mir selbst viele Mühe gegeben habe, meinen Fehler zu finden, allein neuere Untersuchungen haben mir ganz dasselbe Resultat ergeben, wie die früheren. Ich ziehe daher vor, mich einfach an die Thatsachen zu halten und bei meiner früheren Ansicht zu bleiben, um so mehr, als ein Agaricus parasiticus, welcher nicht den einen oder den anderen Chlamydosporenapparat besässe, meines Wissens Niemandem bekannt ist; als ferner der Bau des Fruchtträgers von N. parasitica von dem der N. asterophora so sehr verschieden ist, dass mir die Hypothese, beide Nyctalisformen seien derselbe Ag. parasiticus, welcher durch verschiedene Parasiten verschiedene Degenerationen erlitten hat, weit gewagter vorkommt, als meine oben ausgesprochene Meinung; und als endlich diese letztere in dem oben beschriebenen Krombholz'schen Culturversuch eine entschiedene Bestätigung zu finden scheint. Wer hier Recht hat, müssen fernere Untersuchungen, zumal Culturversuche, lehren. Möglich, dass beide Ansichten richtig sind, und die Entwickelung von Nyctalis mit der Bildung von Perithecien und Ascis ihren Gipfelpunkt erreicht.

Einen weiteren hier zu erwähnenden Fall habe ich (Bot. Ztg. 1859, p. 401) für Agaricus melleus Fl. dan. beschrieben. An alten Exemplaren dieses Pilzes, deren Sporen grösstentheils abgefallen sind, treten auf den Lamellen sehr häufig zahlreiche, oft unregelmässig gefurchte, fein flaumige Pusteln auf, die zuletzt die ganze Lamelle bedecken und den ganzen Hut verunstalten können. In den Pusteln findet man zwischen den ursprünglichen Gewebselementen der Lamelle zahlreiche, reich verästelte, protoplasmareiche dünne Hyphen, an denen allenthalben kleine, verkehrt eiförmige, ungestielte Asci einzeln oder gruppenweise beisammenstehend hervorsprossen. In jedem Ascus entstehen durch freie Zellenbildung vier halbkugelige Sporen mit dünner farbloser Wand, die rings um die ebene Grundfläche der Spore leistenförmig vorspringt. In Wasser gesäet treiben die Sporen zwei bis vier radial divergirende kurze Keimschläuche. Die anatomische Untersuchung junger Pusteln macht es wahrscheinlich, dass die ascustragenden Hyphen als Zweige von den primären Elementen der Lamelle entspringen. Würde sich dies bestätigen, so wären die Asci unzweifelhaft eine zweite Fruchtform von A. melleus. Nach den vorliegenden Thatsachen ist die

Möglichkeit, dass sie einem Parasiten angehören, allerdings nicht ganz ausgeschlossen.

Kaum bezweifeln möchte ich endlich, dass die Organe, welche J. de Seynes (Ann. sc. nat. 5e Sér., Tom. I, p. 269) auf Fistulina hepatica fand und die Conidien dieses Pilzes nennt, die Sporen eines Parasiten darstellen. Dieselben werden einzeln oder in Köpfchen nebeneinander gestellt auf den Zweigenden dünner, septirter, überaus reich verästelter Hyphen abgeschnürt, welche nicht nur auf der oberen, wie de Seynes angibt, sondern auch auf der unteren, hymeniumtragenden Seite des Fistulina-Hutes theils oberflächlich verbreitet sind, auf und zwischen den Tubuli, theils das grosszellige Gewebe der Fistulina mehrere Millimeter tief durchwuchern. Diese Bildungen finden sich keineswegs an allen Exemplaren. Die Hyphen sind von den grossen Zellen des Fistulina-Gewebes stets durch ihre Feinheit und Verzweigungsweise ausgezeichnet, ein genetischer Zusammenhang derselben mit den letzteren liess sich an meinen Exemplaren nicht nachweisen, sie nehmen in Weingeist nicht die Missfarbe an, welche an den Elementen der Fistulina alsbald eintritt, es scheint mir somit vorläufig kein zureichender Grund vorzuliegen, sie für Organe der Fistulina zu halten.

Bei den Gastromyceten ist der Anfang der Keimung höchstens für einzelne Fälle beobachtet (Hoffmann, Bot. Ztg. 1859, p. 217) und von dem Entwickelungsgange nur die Bildungsgeschichte des Peridiums einigermassen bekannt. Eine Duplicität der Fructificationsorgane nimmt Hoffmann für eine hierher gehörige Species an, insofern er die Endogone macrocarpa Tul. in den Formenkreis des Hymenogaster Klotzschii Tul. zieht (Ic. anal. fung. II, p. 35). Von den Gründen, welche er für die Zusammengehörigkeit beider Formen anführt, sind ihr — jedoch nur zuweilen — geselliges Vorkommen und die Aehnlichkeit des beiderseitigen Myceliums vorzugsweise zu erwähnen, jedoch noch sehr einer sorgfältigeren Prüfung bedürftig.

Von den

7. Tuberaceen, Onygena

sind nur die in früheren Capiteln beschriebenen einzelnen Entwickelungsstadien bekannt. Von dem eigenthümlichen, einfachsten Ascomyceten, dem

8. Protomyces macrosporus

habe ich (Beitr. z. Morph. d. P. I) die Entwickelung ziemlich vollständig verfolgen können: Die in den überwinterten Ascis gebildeten ejaculirten Sporen verbinden sich paarweise (vgl. oben S. 110 u. 161, Fig. 41); an den Puncten der Nährpflanze (Umbelliferen), auf welche sie gesäet werden, findet man in die Epidermis eingedrungene Myceliumfäden, und diese bilden von neuem Asci. Eine weitere Fruchtform ist nicht bekannt.

9. Pyrenomyceten.

Die mannigfaltigste Reihe von Beispielen der Mehrfältigkeit der Fortpflanzungsorgane bietet, Dank den Arbeiten Tulasne's, die in der Ueberschrift genannte Gruppe dar. Erstlich findet man nicht selten, z. B. bei Cucurbitaria, Cryptospora Betulae, Pleospora, an derselben Species in verschiedenen Ascis desselben Peritheciums reife Sporen, welche bei gleicher Zahl auffallende

pellita wachsen selbst die oberflächlichen Zellen der reifenden Perithecienwand zu conidientragenden Fäden aus. (Tulasne, Fung. Carpol. I, II., Tab. 26, 29. 30, 31, 34 u. a.)

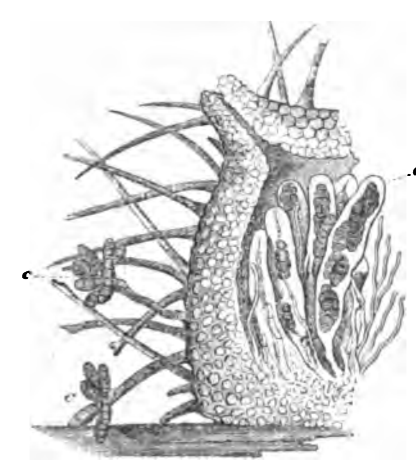


Fig. 76.

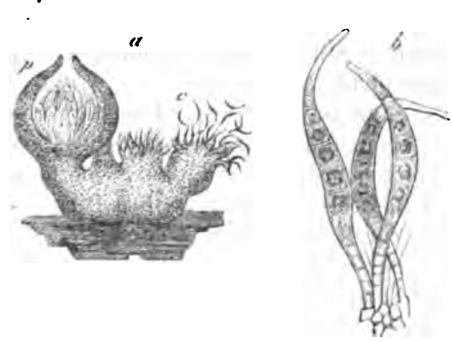


Fig. 77.

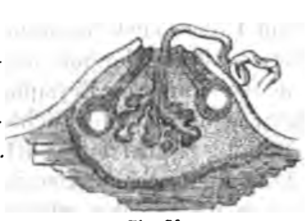


Fig. 78.

Bei einer zweiten Reihe von Arten ist es Regel, dass die Entwickelung der früheren Fruchtform aufhört, sobald die der späteren beginnt, und dass die Reste jener von der letzteren verdrängt oder abgeworfen werden. Bei den typischen Xylarieen Tulasne's (Xylaria, Poronia, Hypoxylon, Ustulina), der Sphaeria typhina, Nectria cinnabarina ist der jugendliche Fruchtträger von einem freien Conidien abschnürenden Hymenium dicht bedeckt, durch die fertigen Conidien bestäubt (für Nectria cinnabarina stellt dieser conidientragende Zustand die allbekannte Tubercularia vulgaris dar). Die Anlagen der Perithecien entstehen unter der Oberfläche des Fruchtträgers und zum Theil unterhalb des Conidienlagers (vgl. Fig. 37, k) erst wenn dieses seine Entwickelungshöhe erreicht hat. Mit der Ausbildung und Vergrösserung der Perithecien verschwindet dieses Lager allmählich, seine Elemente werden verdrängt und desquamirt, und auf dem reifen perithecientragenden Stroma sind ihre Reste und der Conidienstaub kaum mehr mit dem Mikroskop nachzuweisen. In ähnlicher Weise treten als Vorläufer der Perithecien und um von diesen später verdrängt zu werden oder mit der Ausbildung derselben zu vertrocknen, circumscripte Spermogonien von verschiedener Gestalt auf bei Tulasne's Genera Diatrype, Stictosphaeria, Calosphaeria und anderen.

Fig. 76. Pleospora polytricha (Wallr.) Tul. Dunner Durchschnitt durch ein Perithecium. *a* Asci. Auf der Aussenwand septirte haarähnliche Fäden, bei *c* Conidien tragend. Vergr. etwa 125. Verkleinerte Copie nach Tulasne.

Fig. 77. Cucurbitaria macrospora Ces. u. de Not. *a* Stroma im Längsschnitt, schwach vergr. *p* entwickeltes Perithecium, *c* Conidienlager. *b* Conidien auf ihrem Träger. Vergr. etwa 200. Copie nach Tulasne.

Fig. 78. Valsa nivea Tul. Senkrechter Durchschnitt durch ein Stroma, mitten ein Spermogonium, Spermatien entleerend, beiderseits ein Perithecium. Schwach vergr., nach Tulasne copirt.

Auch Torrubia militaris ist hier zu erwähnen, bei welcher die Entwickelung der keulenförmigen Conidienträger (Isaria farinosa) auf dem Mycelium aufhört, sobald die der anderen, perithecientragenden beginnt. Und von den einfachsten Pyrenomycetenformen möge Eurotium herbariorum mit seinen unter dem Namen Aspergillus glaucus bekannten conidientragenden Hyphen genannt werden.

In einer dritten Reihe von Fällen endlich fällt die Entwickelung der Perithecien typisch erst in die nächste Vegetationsperiode, welche auf die in welcher die Vorformen erzeugt wurden folgt. Nachdem diese letzteren in der ersten Periode ausgebildet worden und abgestorben sind, entwickelt sich das Mycelium weiter, bildet in der Regel Sclerotien oder ein massiges Stroma, um in der folgenden Periode Perithecien zu bilden. Dieses Verhalten findet bei solchen Arten statt, die in der ersten Zeit ihres Lebens als ächte Parasiten in oder auf einjährigen Pflanzentheilen leben. Polystigma rubrum bildet im Spätsommer runde rothe Flecke auf den Laubblättern von Prunus spinosa, Pr. domestica; sein Mycelium wuchert innerhalb des Blattparenchyms und erzeugt zahlreiche diesem eingesenkte, kugelig-flaschenförmige Spermogonien mit gekrümmt fadenförmigen Spermatien. An den im Herbste abgefallenen Blättern hat die Entwickelung letzterer Organe aufgehört, die rothen Flecke sind etwas angeschwollen und haben mit dem abgestorbenen Blatt braune Farbe angenommen. Vom Ende des Winters an beginnt dann in den Flecken der auf feuchtem Boden liegenden Blätter die Perithecienbildung. Einen ähnlichen Gang befolgt, nach Tulasne, die Entwickelung von Arten der Gattung Stigmatea Tul. Und unter den bekannten Fällen der exquisiteste wird von der unten zu besprechenden Gattung Claviceps geliefert.

Es braucht kaum gesagt zu werden, dass das Verhalten vieler Arten sich nicht mit aller Strenge an eines von den drei hier aufgestellten Schemata, sondern öfters zwischen ihnen die Mitte hält. Auf weitere Einzelnheiten einzugehen würde aber zur Ueberschreitung der hier schicklichen Grenzen führen, es muss daher auf die anzuführende Litteratur, in erster Linie auf Tulasne's Carpologie verwiesen werden.

Der vollständige Kreislauf der Entwickelung und die Bedeutung, welche die verschiedenen Sporenarten in demselben haben, ist erst für äusserst wenige Pyrenomyceten bekannt. Von etwa fünfunddreissig Gattungen (die neuen Tulasne'schen mitgerechnet), welche bis jetzt genauer untersucht sind, kennt man, zumal durch Tulasne's Arbeiten, die Keimung aller Sporenformen (Spermatien ausgenommen) und zwar meistens als ein Austreiben langer, sich verzweigender Keimschläuche, seltener (vgl. Seite 153) in Form von Promycelium- und Sporidienbildung. Ueber das weitere Schicksal der Keimschläuche sind nur die folgenden Facta bekannt.

Bei Erysiphe findet man öfters Conidien, deren Keimschläuche sich zu einem wiederum conidientragenden Mycelium entwickelt haben; dass dieses auch die anderen Fructificationsorgane erzeugt, ist nach dem oben Gesagten wenigstens sehr wahrscheinlich.

Aussaaten von Schlauchsporen sowohl als Conidien des Eurotium herbariorum lieferten sämmtlich wiederum ein conidientragendes Mycelium (Aspergillus). Perithecien kamen zwar in den Culturen nicht zur Ausbildung, entstehen aber

spontan mit den Conidienträgern auf demselben Mycelium und später als diese.

Das Mycelium, welches sich aus den Conidien von Pleospora selbst auf dem Objectträger erziehen lässt, trägt, nach Tulasne's leicht zu bestätigender Beobachtung, wiederum Conidien, und zwar dieselben zweierlei Formen, welche auf dem spontanen, perithecienbildenden Mycelium gefunden werden. Das aus den Ascosporen der Pl. herbarum erwachsende verhält sich ebenso, nur dass an ihm bis jetzt die grössere Conidienform (Macroconidia) allein gefunden wurde.

Die Conidien von Sphaeria typhina treiben in Zuckerwasser Hyphen, deren kurze aufrechte Aeste wiederum Conidien erzeugen, welche den ausgesäeten nach Entstehung, Gestalt und Grösse gleich sind.

Reine und sorgfältig gehaltene Aussaaten der Schlauchsporen von Sordaria curvula entwickelten mir zu wiederholten Malen auf dem geeigneten Substrat aus ihren sehr verästelten Keimschläuchen ein reichlich perithecientragendes Mycelium. Von Fortpflanzungsorganen anderer Art konnte ich an diesem nichts, oder höchstens sehr vereinzelte und daher zweifelhafte Conidien finden.

Eine vollständige Entwickelungsgeschichte endlich besitzen wir, Dank den durch Durieu (vergl. Tulasne, Carpol. I, p. 144) und J. Kühn ergänzten Untersuchungen Tulasne's, für den Pilz des Mutterkorns, Claviceps purpurea und seine nächsten Verwandten. Aus den im Sommer gereiften und überwinterten Sclerotien, welche als Mutterkorn, Ergot (Sclerot. Clavus der Aelteren) bekannt sind, wachsen im kommenden Frühling auf feuchtem Boden meist je mehrere gestielt-kugelige Fruchtkörper hervor (s. Fig. 16, S. 39), deren kugeliger oberer Theil sich dicht mit halbeingesenkten Perithecien bedeckt. Die fadenförmigen Sporen, welche in diesen gebildet werden, schwellen bei Einwirkung von Wasser stellenweise an und treiben Keimschläuche an mehreren Punkten. Bei hinreichender Feuchtigkeit in die jungen Blüthen von Gramineen (Secale bei den Culturversuchen) gelangt, erzeugen die in Rede stehenden Sporen nach Kühns Untersuchungen die Mutterkornbildung, wie solche durch Tulasne's Arbeit bekannt ist; und zwar ohne Zweifel indem ihre Keimschläuche in das junge Pistill eindringen, wenn dieses auch noch nicht direct beobachtet wurde. Das vom Pilze befallene junge, zwischen den Spelzen verborgene Pistill wird zunächst überall durch- und überwuchert von den Hyphen des Pilzes, wie oben beschrieben wurde (S. 37, Fig. 14) und dieser bildet auf der ganzen Oberfläche ein weisses, von zahlreichen unregelmässigen Furchen und Gyri durchzogenes Hymenium (Léveillé's Sphacelia), in welchem auf cylindrischen Sterigmen Conidien abgeschnürt werden (Fig. 79, *a*). Gleichzeitig mit der Bildung dieser

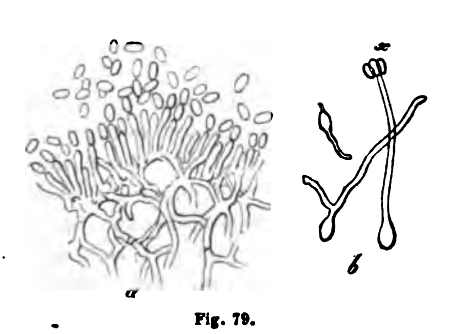


Fig. 79.

Fig. 79. Claviceps purpurea Tul. *a* Dünner Querschnitt durch das Conidien abschnürende Lager (Sphacelia), stark vergr. nach Tulasne copirt.

b Conidien keimend und bei *x* ein Köpfchen secundärer Conidien abschnürend. Nach Kühn.

wird ein zuckerhaltiger klebriger Saft abgesondert, der in dicken, von unzähligen Conidien getrübten Tropfen zwischen den Spelzen hervorquillt und das Vorhandensein den Parasiten hierdurch verräth. In dem Grunde des vom Mycelium durchwucherten Pistillrudimentes beginnt nun die Bildung des Sclerotiums, welches, wie oben beschrieben wurde (Fig. 15, S. 37), zu dem bekannten hornförmigen, die Spelzen überragenden Körper heranwächst und die vertrocknende Sphacelia als eine leicht ablösbare Kappe auf seinem Scheitel trägt. Mit der Fruchtreife des Grases erreicht auch das Sclerotium seine Reife und geht in einen bis zum kommenden Frühling dauernden Ruhezustand über. Die Conidien (von Tulasne früher Spermatien, von Kühn Stylosporen genannt) treiben leicht sofort nach dem Freiwerden Keimschläuche und diese bilden auf dem Objectträger zuweilen aufrechte Zweiglein, welche von neuem Conidien abschnüren (Fig. 79, *b*). Nach Kühn's vielleicht noch einmal zu prüfenden Angaben entwickelt sich aus den Keimen der Conidien, welche in junge Grasblüthen gelangen, Sphacelia und Sclerotium. Wenn Westendorp (Bull. Acad. Belg. 2e Sér., VII, Nr. 5, vgl. Bot. Ztg. 1862, p. 266) ausser Claviceps-Fruchtträgern noch Coprinus papillatus, Trichothecium, Aspergillus angeblich aus dem Mutterkorn hervorkommen sah, so macht dies eine mangelhafte Reinheit seiner Culturen, nicht aber einen genetischen Zusammenhang zwischen diesen Bewohnern zersetzter organischer Körper und Claviceps wahrscheinlich.

Litteratur.

Tulasne, Selecta fungorum Carpologia, Tom. I, p. 46 ff., 130, 191 ff. und Tom. II. und desselben Verfassers:

Note sur l'appareil reprod. des Lichens et des Champ. Ann. sc. nat. 3e Sér., Tom. XV (1851) p. 370.

Mém. sur l'ergot des Glumacées. Ibid. Tom. XX, p. 5.

Note sur l'appareil reprod. multiple des Hypoxylées ou Pyrénomycètes. Ibid. 4e Sér., Tom. V, p. 108.

Nouvelles observations sur les Erysiphes. Ibid. 4e Sér., Tom. VI, p. 299. Bot. Ztg. 1853, p. 257.

Note sur les Isaria et Sphaeria entomogènes. Ibd. 4e Sér., Tom. VIII, p. 44.

De quelques Sphéries fongicoles. Ibid. Tom. XIII, p. 5 (vgl. auch Cpt. rend. Tom. 41, p. 615. Tom. 50, p. 16).

v. Mohl, Ueber d. Traubenkrankheit. III. Bot. Ztg. 1854, p. 137.

Bail, Mycolog. Studien. (Nov. Act. Acad. Leop. Nat. Cur. Vol. XXIX) und de Bary, Flora 1863, p. 401. (Sphaeria typhina, Poronia, Torrubia etc.)

Kühn, Mittheilgn. d. Landw. Inst. Halle I, 1863 (Claviceps).

Janowitsch, üb. Nectria. Bot. Ztg. 1865, Nr. 19.

J. Koch, Votum gegen das Genus Tubercularia. Bot. Ztg. 1848, p. 153.

de Bary, Ueber Eurotium u. Aspergillus glaucus. Bot. Ztg. 1854, p. 425.

Berkeley and Broome, On some facts tending to show the probability of the conversion of Asci into spores in certain Fungi. Hooker's Journ. of Bot. 1851, p. 323.

Currey, On the fructification of certain Spheriaceous fungi. Philos. Transact. Roy. Soc. Lond. Vol. 147 (1858), p. 543, pl. 24—26.

10. Discomyceten.

Die Gruppen der Discomyceten, welche Fries (S. veg. Scand.) als Patellariacei, Phacidiacei und Stictei bezeichnet, stimmen, soweit unsere Kenntnisse reichen, mit den ihnen in jeder Hinsicht nahe verwandten Pyrenomyceten auch in Beziehung auf die Mehrfältigkeit und die Succession der Reproductionsorgane so sehr überein, dass sie hier nur ganz kurz berührt zu werden brauchen. Tulasne (Ann. sc. nat. 3e Sér., XX, p. 128) hat für die Genera Tympanis, Cenangium, Dermatea, Stictis, Triblidium, Rhytisma, Hysterium, Heterosphaeria

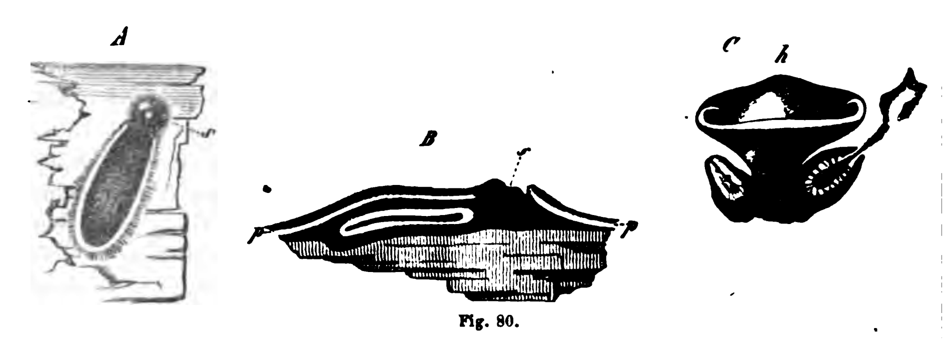


Fig. 80.

gezeigt, dass auf dem Mycelium oder Stroma successive dieselben verschiedenen Organe auftreten, wie sie für die Sphaeriaceen beschrieben wurden (vgl. Fig. 80), und dass die Fructification auch hier mit der Bildung des ascustragenden Hymeniums abschliesst. Als Vorläufer des letzteren sind zur Zeit für die meisten untersuchten Arten nur Spermogonien und Spermatien bekannt, von denen oben (S. 165) die Rede war, Pycniden und Stylosporen bei Cenangium, Dermatea, Stictis, Heterosphaeria Patella. Für das Vorkommen von Ascis mit acht, und anderen, in besonderen Hymenien auftretenden, mit sehr zahlreichen viel kleineren Sporen bei der nämlichen Species liefert Stictis cinerascens P. ein Beispiel (Tulasne, Carpol. I, p. 222). Auch für **Bulgaria** hat Tulasne Spermogonien und Spermatien als Vorläufer der schlauchtragenden Hymenien nachgewiesen. Der Kreislauf der Entwickelung ist noch für keine Species der genannten Genera vollständig bekannt; ausser den Productionen des ausgebildeten Myceliums kennt man nur die ersten Keimungsanfänge der Sporen.

Von den stattlichsten Repräsentanten der Discomycetengruppe, den Helvellacei Fries, kennt man einen Pleomorphismus der Fruchtbildung bis jetzt nur für eine Anzahl von Pezizen. Spermatien — vielleicht mit der Zeit in Conidien umzutaufen — bei P. benesuada Tul. (s. Fig. 69, S. 166), P. fusarioides Berk., Stylosporen und Spermatien bei P. arduennensis Mont., Stylosporen bei P. graminis (vgl. oben S. 166). Sporidienabschnürendes Promycelium bei P. tuberosa, P. bolaris u. a., (vgl. S. 154). Zweierlei Fruchtträger, die einen mit grösseren,

Fig. 80. *A* und *B* Triblidium quercinum P. *A* Rindenstück eines Eichenzweiges nach Entfernung des Periderma; *s* Spermogonium, daneben das längliche Fruchtlager. *B* Längsschnitt durch die Triblidium tragende Rinde. *s* Spermogonium, daneben Fruchtlager. *p* Periderma. *C* Tympanis conspersa Fr. *h* Fruchtlager, unten jederseits ein Spermogonium, das eine Spermatien entleerend. Alle schwach vergr., nach Tulasne copirt.

Keimschläuche treibenden Ascosporen, die anderen ebenfalls mit Ascis, welche kleinere und beim Keimen ein sporidienabschnürendes Promycelium treibende Sporen enthalten, bei P. Duriaeana Tul. (Carpol. I, p. 104). Bei P. confluens (P. Pyronema marianum Carus) beobachtete Tulasne (Carpol. I, p. 74) einzelne Fruchtträger, welche statt der Asci mit reihenweise abgeschnürten cylindrischen Conidien dicht bedeckt waren — ein jedenfalls seltener, mir bei sehr zahlreichen Untersuchungen genannter Species nie vorgekommener Fall. Regelmässig kommen Conidien auf den Enden stielförmiger Träger, die sich den Stilbumformen anschliessen, bei Helotium aureum P. und Verwandten vor (Tulasne, Carpol. I, p. 130). Eine Mehrzahl von Pezizen — P. Curreyana Berk., P. Duriaeana Tul., P. tuberosa Bull., P. Candollei Lév., P. Sclerotiorum Lib., P. Fuckeliana mihi u. a. entwickelt ihre Fruchtträger aus Sclerotien. P. Duriaeana führt in den ersten Entwickelungsstadien ein ächt parasitisches Leben; ihr Mycelium befällt lebende Carex arenaria, bildet im Innern der Halme dieser ihre Sclerotien und treibt aus diesen nach längerem Ruhezustand die Fruchtträger. P. Curreyana, welche ihre Sclerotien im Innern von Scirpus- und Juncus-Halmen entwickelt, scheint sich ähnlich zu verhalten. Dies deutet auf einen der Claviceps purpurea analogen Entwickelungskreislauf hin. Durieu vermuthet in dem Epidochium ambiens Desm. die conidientragende Form der P. Duriaeana. Für zwei andere sclerotienbildende Arten ist es mir gelungen, den Entwickelungsgang vollständig zu verfolgen. Bei P. Sclerotiorum ist derselbe höchst einfach. Aus den Keimschläuchen der Ascosporen entwickelt sich ein massiges Mycelium, welches sofort und so lange es Nahrung findet Sclerotien (Scl. compactum, varium Auctor.) bildet; aus letzteren sprossen dann nach überstandener Ruhezeit wiederum neue ascustragende Fruchtkörper hervor. Von Bildung anderer Fortpflanzungsorgane habe ich bei zahlreichen sorgfältig gehaltenen Culturen keine Spur bemerkt und kann hiernach jedenfalls bestimmt behaupten, dass solche, wenn überhaupt, dann höchst selten vorkommen.

Anders verhält sich die nahe verwandte kleine P. Fuckeliana. Ihr Sclerotium (von Fuckel als Scl. echinatum beschrieben, vergl. S. 30) bildet sich im Gewebe absterbender Blätter der Weinrebe im Spätjahr und Winter. Bringt man es im frisch reifen Zustande oder nach einige Monate dauernder trockner Aufbewahrung auf die Oberfläche feuchten Bodens, so beginnt schon nach 24 Stunden das Austreiben conidientragender Fäden, welche alle Eigenschaften der allbekannten und vielnamigen **Botrytis cinerea** Pers. (Botr. plebeja Fresen. Beitr. Polyactis Auctor. plurim. u. s. f.) besitzen. Säet man das Sclerotium, sei es im frisch gereiften Zustande, sei es nach mehrmonatlicher trockener Aufbewahrung einige Millimeter bis etwa 1 Cm. unter die Bodenoberfläche, so treibt es keine Conidienträger, dagegen in dem Sommer, der auf seine Entstehungszeit folgt, ascustragende, gestielt tellerförmige Becherchen. Die Fähigkeit letztere zu erzeugen dauert an älteren Exemplaren länger als die der Conidienbildung.

Aus den Keimschläuchen der Ascosporen erhielt ich in manchen Culturen wiederum nur Sclerotien, ohne Conidienbildung. Die letztere kann daher völlig übersprungen werden, insofern die Sclerotien direct wiederum die Ascusträger zu erzeugen vermögen. In anderen Fällen treibt das in dem Rebenblatte wuchernde Mycelium gleichzeitig mit der Sclerotienbildung oder vor und nach derselben zahlreiche aufrechte conidientragende Botrytisfäden. Aus den Keim-

schläuchen der Conidien sah ich, sowohl auf Rebenblättern als auf anderen pflanzlichen Organen und Substanzen, zunächst immer reichlich botrytistragendes Mycelium hervorgehen. Dass dieses, wenigstens auf den Blättern der Rebe, auch Sclerotien zu erzeugen vermag, ist kaum zweifelhaft, obgleich sichere directe Beobachtungen darüber fehlen. Es ist bekannt (vergl. S. 29), dass mehrere ungemein häufige Sclerotienformen, wie die als Scl. durum, Scl. bullatum beschriebenen, gleichfalls sowohl Botrytisfäden austreiben, als von einem botrytistragenden Mycelium ihren Ursprung nehmen, und diese Botrytis ist von dem conidientragenden Apparat der Peziza Fuckeliana nicht zu unterscheiden. Ob letztgenannte Sclerotien dem Formenkreise dieser nämlichen Species oder anderer nahe verwandter angehören, ist noch zu entscheiden. Auf den genetischen Zusammenhang der sogenannten Botrytis cinerea mit sclerotienbildenden Pezizen hat Münter, auf der deutschen Naturforscherversammlung zu Speier, zuerst in mündlichem Vortrage aufmerksam gemacht; nur hat er, irregeleitet durch die Aehnlichkeit, welche die verschiedenen hierher gehörenden Sclerotien mit einander zeigen, die Botrytis cinerea zu Peziza Sclerotiorum Lib. gezogen.

Dem Ascobolus-Mycelium werden von Coemans (Bull. Soc. Bot. Belg. I. Nr. 1) reichliche, reihenweise abgeschnürte Conidien zugeschrieben, wovon, bei der Kürze der betreffenden Notiz und der Freigebigkeit des Verfassers mit Conidien, die Bestätigung noch abzuwarten ist.

Will man auf Grund der bekannten Thatsachen allgemeine Regeln für den Entwickelungsgang der Pilze und die Bedeutung der verschiedenen Reproductionsorgane in demselben auffinden, so ist es zur Zeit geboten, sich an die genau ermittelten Fälle allein, also die Saprolegnieen, Mucorinen, Peronosporeen, Uredineen, Protomyces, Tilletia und eine Anzahl Pyreno- und Discomyceten zu halten, die minder bekannten aber vorläufig ausser Acht zu lassen. Fernere Untersuchungen werden dann zu entscheiden haben, ob die gegenwärtig festzustellenden Regeln allgemein anwendbar sind.

Bei den genauer bekannten Gruppen finden wir überall eine Form der Fortpflanzung, welche unstreitig den complicirtesten Bildungsprocess in dem Entwickelungsgange der Species darstellt, morphologisch betrachtet also als der Höhepunkt des letzteren angesehen werden muss. Diese Form der Fortpflanzung sei, zum Unterschiede von den übrigen, Fructification genannt, die anderen Formen, wie dies anderweitig Brauch ist, als Propagation bezeichnet. Bei den Saprolegnieen, Peronosporeen, Mucorinen besteht die Fructification in dem geschlechtlichen Zeugungs- und Copulationsprocess; bei den Uredineen stellt das Aecidium, bei den Ascomyceten das schlauchführende Hymenium oder Perithecium die Fructificationsorgane dar, Organe, welche nach Erysiphe zu urtheilen, zu einem sexuellen Zeugungsacte gleichfalls in Beziehung zu stehen scheinen. Wenige, noch unverstandene Ausnahmsfälle abgerechnet, kommt jeder Species nur eine Fructificationsform zu, und der Typus dieser ist innerhalb der einzelnen Familien, Ordnungen, Genera höchst gleichförmig.

Wenige Arten scheinen zu existiren, bei welchen die Fructification die einzige Form der Fortpflanzung ist. Doch kommt dieses nach den bekannten Thatsachen vor bei Peziza Sclerotiorum. Andere Arten — und vielleicht wird

die eben genannte durch fernere Untersuchungen auch noch zu diesen gestellt — haben ausser den Fructificationsorganen noch Propagationsorgane (z. B. Conidien), aber diese erscheinen nicht als absolut nothwendige Entwickelungsglieder der Species, ihre Bildung kann, ohne den Entwickelungsverlauf zu stören, ausbleiben: so Peziza Fuckeliana, Sordaria curvula. Eine dritte Reihe von Arten — die meisten beschriebenen Pyrenomyceten, die Saprolegnieen, Peronosporeen — zeigt Propagationsorgane, welche nothwendige Entwickelungsglieder genannt werden müssen, weil ihre Bildung nie ausbleibt. Sie treten als constante Vorformen an dem Mycelium auf, dessen Entwickelung mit Fructification abschliesst; und das aus ihren Keimen erwachsene Mycelium hat die gleichen Eigenschaften wie dasjenige, welches sie erzeugt hat. Sie sind im eigentlichen Sinne Vermehrungs-, Multiplicationsorgane.

Viertens endlich sind die Fälle zu nennen, in denen Propagationsorgane nothwendige Glieder der Speciesentwickelung sind, weil sie den Generationswechsel vermitteln, der für letztere charakteristisch ist. Hierher gehört Syzygites, Tilletia und vor allen die Uredineen, letztere entweder mit einfachem Generationswechsel (Endophyllum), oder dreifachem (Puccinia), welcher durch das alternirende Auftreten von Aecidium, Teleutosporen, Sporidien bezeichnet wird, und welchem ausserdem die constante Bildung von Multiplicationsorganen (Uredo) meistens angefügt ist. Die Multiplicationsorgane sind bei den genauer bekannten Uredineen durchaus eigenartige und stehen zu dem Generationswechsel in keiner directen Beziehung. Sie fehlen bei Podisoma. In anderen Fällen (Syzygites) treten dieselben Propagationsorgane, welche integrirende Glieder des Generationswechsels bilden, auch gleichsam überzählig, nur der Vervielfältigung dienend auf.

Es ist bemerkenswerth, dass das aus Propagationszellen erzogene Mycelium oft viele Generationen hindurch nur immer Propagationsorgane erzeugt (Peziza Fuckeliana, Hypomyces, Mucorini u. s. f.), was theilweise wohl in äusseren Bedingungen begründet, theilweise noch unerklärt ist. Für die Beurtheilung mancher zweifelhafter Fälle ist es wichtig, diese Thatsache im Auge zu behalten. Speciell darf hiernach z. B. aus dem Umstande, dass aus den Sporen von Coprinus neue sporentragende Hüte erzogen werden können, noch nicht geschlossen werden, dass letztere, sammt den homologen Organen der Hymenomyceten überhaupt und der Gastromyceten die Fructification darstellen. Hierüber haben erst ausgedehntere Untersuchungen zu entscheiden, für welche einige Winke enthalten sind in den bekannten Fortpflanzungserscheinungen der Tremellinen, — der nahen Verwandtschaft dieser mit den typischen Hymenomyceten einerseits und andererseits der vielfachen Aehnlichkeit ihrer Basidien mit den Teleutosporen der Uredineen. Die noch streitigen Fälle, wie der von Nyctalis, sind hier natürlich nicht heranzuziehen.

Es ist ohne Weiteres einleuchtend, dass die Organe und Processe der Fortpflanzung bei den Pilzen sich unmittelbar an die der Conferven anschliessen. Der Uebergang von diesen zu den entfernter verwandten Pilzformen wird vermittelt durch die Reihe der Saprolegnieen, Mucorinen und Peronosporeen, und da bei den Conferven eine Pleomorphie der Fortpflanzung seit Jahrzehnten bekannt und unbestritten ist, so erscheint es doppelt wunderbar, dass letztere für die Pilze von mancher Seite immer noch schlechthin in Abrede gestellt wird.

Die Terminologie der Reproductionsorgane muss, so lange die Entwickelung der verschiedenen Pilzgruppen ungleich bekannt ist, an einer gewissen Ueberladung leiden; ihre Vereinfachung ist von fortgesetzten Untersuchungen zu erwarten. Zur Zeit scheint sie mir am einfachsten nach folgenden zum Theil schon angegebenen Gesichtspunkten geregelt zu werden. Erstlich sind die Geschlechtsorgane und ihre unmittelbaren Producte mit besonderen Namen zu unterscheiden — Antheridium, Oogonium, Oospore, Zygospore, vergl. S. 101 und Capitel 5.

Zweitens sind, wie bei den verwandten Thallophyten, alle Fortpflanzungszellen, die nicht unmittelbares Product geschlechtlicher Zeugung sind und welche Keimschläuche oder Promycelien erzeugen, unter dem Namen Sporen zusammenzufassen, und nicht minder die von zweifelhafter Entwickelung und Bedeutung. Die verschiedenerlei Arten von Sporen können nach Bedürfniss und Ueberlieferung durch Zusammensetzungen (Ectosporen, Endosporen u. s. f. oder besondere Worte unterschieden werden, wie in den vorausgehenden Abschnitten geschehen ist. Nach dem gegenwärtigen Stande der Dinge sind hier theils eigene Namen für bestimmte Einzelfälle nothwendig (z. B. Aecidium; andere lassen sich schon jetzt für Organe, welche bei sehr verschiedenen Gruppen oder Genera vorkommen, gleichmässig anwenden. So nenne ich, nach Tulasne's Vorgang, die von Promycelien oder von Sporen direct abgeschnürten Propagationszellen Sporidien[1]). So ist der Ausdruck Stylosporen in dem S. 194 bezeichneten Sinne für Pyreno- und Discomyceten allgemein anwendbar; und der Ausdruck Conidien ganz besonders für alle solche Propagationszellen, welche auf der freien Oberfläche besonderer, dem Mycelium entsprossender Träger abgeschnürt werden. Ihrer weiteren Entwickelung nach sind die Conidien theils einfache, theils zusammengesetzte Sporen (z. B. Xylaria, Claviceps, Peronosporae pleuroblastae, auch Uredo, Pleospora, Hypomyces u. s. f.), theils Zoosporangien (Peronosporae zoosporiparae, Cystopus).

Die in Obigem kurz recapitulirten terminologischen Regeln weichen von den durch Tulasne befolgten insofern ab, als dieser überall dazu geneigt ist, das Wort Sporen für die der typischen Fructification angehörenden geschlechtslosen Fortpflanzungszellen zu reserviren. Ich habe dieses Verfahren verlassen, weil es im Widerspruch steht mit dem für andere Thallophyten, speciell die Algen, eingeführten und weil die Erfahrung gelehrt hat, dass es practisch schwer durchführbar ist. Ob es sich in Zukunft wird einführen lassen, muss abgewartet werden.

---

1) Currey (Nat. hist. review XV, p. 394) meint, diese Anwendung des Wortes Sporidie führe zu einer Confusion der Terminologie, weil das Wort schon für die Ascosporen in Anwendung sei. Das ist nicht richtig, denn das Wort ist bisher für alles mögliche angewendet worden, und selbst von Berkeley, der es für die Ascosporen einführte, nicht consequent für diese. Zur Vermeidung der Confusion gibt es hier meines Erachtens überhaupt keinen anderen Weg als den, dass man die Standpunkte, von denen die mycologische Terminologie vor Tulasne ausging, völlig bei Seite lässt.

Vierte Abtheilung.

Physiologische Eigenthümlichkeiten der Pilze.

Capitel 7.

Von der Physiologie sind hier nur diejenigen Puncte zu erwähnen, in denen die Pilze von anderen Gewächsen abweichen oder irgend ein besonderes Interesse gewähren. Die Darstellung wird aus diesem Grunde und noch mehr weil die Untersuchungen über das physiologische Verhalten der Pilze erst in neuester Zeit wieder ernstlich aufgenommen worden sind, eine ungleichmässige und bruchstückweise sein müssen. Vorausgeschickt sei eine kurze Uebersicht der Ansichten über

I. Entstehung der Pilze.

Es ist bekannt, dass die älteren Ansichten, wie sie in Ehrenbergs Epistola de Mycetogenesi zusammengestellt sind, die Pilze nicht einmal für Pflanzen, sondern für Naturspiele, Excrescenzen fauler organischer Körper und dergleichen betrachteten, wenngleich schon einzelne alte Stellen auch von den Semina derselben reden. Nachdem man ihre Keime sowohl als deren Keimung seit Micheli wirklich kennen gelernt hatte, blieb doch die Meinung vielfach geltend, die Pilze entständen, ausser aus ihren Sporen, auch durch Generatio spontanea, Urzeugung oder Heterogenie, aus zersetzter oder krankhaft veränderter organischer Substanz. Die Fälle aus dem Pflanzenreich, auf welche sich die Anhänger der spontanen oder heteromorphen Zeugung stützten, sind fast ausschliesslich von den Pilzen hergenommen. Bei der Besprechung derselben können wir uns füglich auf dasjenige beschränken, was in neuerer Zeit vorgebracht worden ist, und die älteren Angaben und Ansichten ausser Acht lassen, welche auf einer Unbekanntschaft mit der Art und Weise **wie** und daher einer Unsicherheit darüber, ob sich die Pilze aus ihren Sporen entwickeln, beruhen. In Beziehung auf jene Angaben und Ansichten ist auf die Arbeiten zu verweisen, welche sich speciell mit der Lehre von der Generatio spontanea und ihrer Geschichte beschäftigen, insonderheit auf Pasteur, Examen de la doctrine des gén. spontanées (Ann. Chim. 3e Sér., Tom. 64. Ann. sc. natur. Zoologie. 4e Sér., Tom. 16; im Auszug Flora 1862, p. 355), Pouchet, Hétérogénie, Paris 1859 und die zahlreichen kleineren Arbeiten, welche sich in Kefersteins Bericht über die Fortschr. d. Generationslehre in d. Jahren 1858—60 (Jahresber. über Anat. und Physiol. von Henle u. Meissner, 1860) und zum Theil in der Flora, 1862, p. 355, angeführt finden.

Bei der Frage, welche hier zu besprechen ist, muss unterschieden werden zwischen solchen Pilzen, die sich auf todter organischer Substanz ansiedeln und als **Saprophyten**, Fäulnissbewohner bezeichnet werden können, und

anderen, die sich als Schmarotzer, Parasiten auf lebenden, oder höchstens im Absterben begriffenen Organismen entwickeln.

Die ersteren werden bemerklich, wenn die von ihnen bewohnten Körper in Zersetzung oder Gährung übergehen; daher die Annahme, dass sie, d. h. wenigstens die ersten Zellen, aus denen sie sich entwickeln, aus den Bestandtheilen des faulenden oder gährenden Körpers gebildet werden wie aus einer Mutterlauge. Ob eine solche spontane Entstehung der Pilze in unserer Schöpfungsperiode wirklich stattfindet oder nicht, darüber haben jedenfalls zunächst allein die Beobachtung und das Experiment zu entscheiden.

Nun fehlt es erstlich durchaus an jeder directen Beobachtung darüber, dass eine Zelle irgend welcher Art ausserhalb eines lebenden Organismus entstände, und in Folge davon auch an einer präcisen Vorstellung darüber, wie sie entstehen könnte. Die älteren Angaben über die Entstehung von Hefezellen in Fruchtsäften (S. 182), welche sich auf directe Beobachtungen beriefen, werden zur Zeit wohl von niemandem mehr für genügend angesehen. Wir wissen dagegen dass und wie die Pilze sich aus ihren Keimen zu entwickeln vermögen, und dass nach Aussaat von Hefezellen oder Pilzsporen in eine zu ihrer Weiterentwickelung geeignete Substanz die letztere in dem Maasse in Gährung und Zersetzung übergeht, als die Entwickelung des Pilzes fortschreitet. Zumal durch die unten noch zu besprechenden Arbeiten Pasteur's ist dargethan, dass der Vegetationsprocess des Pilzes die Ursache der Zersetzung ist. Die mikroskopische Untersuchung des Staubes, atmosphärischer Niederschläge und insonderheit die von Pasteur (l. c.) neuerdings angestellten Luftfiltrationsversuche haben nachgewiesen, dass entwickelungsfähige Pilzsporen, Hefezellen u. s. f. allenthalben verbreitet und in der Luft suspendirt sind und auf die zersetzungsfähigen Körper gelangen können und wirklich gelangen. Versuche, welche seit Spallanzani vielfach, neuerdings besonders von Schwann, Schröder und v. Dusch, H. Hoffmann, in der vollkommensten Weise aber von Pasteur angestellt wurden, haben ferner gezeigt, dass organische Substanzen, welche, sich selbst überlasen, leicht in Zersetzung übergehen unter gleichzeitigem Auftreten von Pilzen oder anderen Organismen, dann intact und von Pilzbildung frei bleiben, wenn sie einer Temperatur ausgesetzt waren, welche die etwa in ihnen vorhandenen Pilzsporen u. s. w. tödtet, und wenn ihnen nur solche Luft zugeleitet wird, aus welcher die organischen Keime entfernt worden sind, indem sie durch Schwefelsäure, Kalilösung geleitet, oder geglüht, oder durch dichte Baumwollenpfropfe, trockene Thierblase filtrirt wurde. Bringt man eine sehr zersetzungsfähige Flüssigkeit in einen Kolben mit sehr fein ausgezogenem Hals, welcher offen, aber derart hin und her oder abwärts gebogen ist, dass etwa durch die Luft zugeführte Keime nicht in die Flüssigkeit fallen können, sondern in dem Halse hängen bleiben müssen, kocht die Flüssigkeit einige Minuten lang und lässt dann das Gefäss offen stehen; so bleibt die Flüssigkeit (18 Monate nach directer Beobachtung) intact und frei von Organismen. Bricht man den Hals ab, so sind letztere und Zersetzungserscheinungen nach 18—24 Stunden vorhanden. Wenn man eine zersetzungsfähige Substanz nicht frei an der Luft stehen, sondern nur eine limitirte kleine Menge gewöhnlicher Luft zutreten lässt, erfolgt häufig, aber keineswegs immer Zersetzung und Auftreten von Pilzen oder anderen Organismen; und zwar bleibt die Substanz um so häufiger intact und

pilzfrei, je mehr die Luft von Staub rein und von menschlichen Wohnungen und sonstigen pilzführenden Orten entfernt aufgefangen worden ist. — Bei unbeschränktem Luftzutritt erscheinen die Pilze binnen kurzer Zeit, und meist immer die nämlichen, allverbreiteten Formen — z. B. Penicillium glaucum in den zum Experiment in der Regel angewendeten Zuckerlösungen. Bei limitirter Luftmenge treten die Pilzbildungen weit langsamer auf, und oft in verschiedenen Versuchen verschiedene Arten.

Ganz dieselben Resultate, welche an Substanzen beobachtet werden, die direct von einem Organismus hergenommen sind, und in denen frühere Vertheidiger der Generatio spontanea einen »Rest von Vitalität« oder Organisation annahmen, erhielt Pasteur mit einer künstlichen Flüssigkeit, welche keinen organisationsfähigen Körper enthält (10 Th. Candiszucker, 0,2 bis 0,5 weinsteinsaures Ammoniak, 0,1 Asche von Hefe auf 100 Wasser). Diese Erfahrungen und Versuche erklären jegliches Auftreten von Pilzen auf todter organischer Substanz aus der Entwickelung ihrer von Eltern erzeugten, allverbreiteten und leicht durch Luftzug und dergleichen verbreitbaren Keime oder Sporen. Es ist keine Thatsache bekannt, welche zur Zeit die Annahme einer elternlosen Entstehung forderte. Vielmehr findet diese Annahme darin eine erhebliche Schwierigkeit, dass viele der gerade für die Generatio spontanea angeführten Pilze und verwandten Organismen durch ihre Vegetation die bestimmten, specifischen Zersetzungsformen, als deren Begleiter sie gefunden werden, nachweislich erregen, also die Ursache desjenigen Processes abgeben, dessen Product sie sein sollten. Dies alles führt dahin, das Stattfinden einer spontanen Generation unter den gegenwärtig bekannten und im natürlichen Verlaufe der Dinge stattfindenden Bedingungen zu läugnen, zunächst für die Pilze; für die übrigen Organismen gilt in dieser Beziehung wesentlich das Gleiche. Allerdings ist zuzugeben, dass im Anfang einmal Organismen von selbst entstanden sind und unter ähnlichen Verhältnissen wie früher auch jetzt noch von selbst entstehen müssen (Nägeli, Rede üb. d. Naturhistor. Art. 1865, p. 43). So lange jene Verhältnisse und Bedingungen aber nicht näher bekannt sind, ist man, wie ich glaube, genöthigt, obige Negation aufrecht zu erhalten, ohne dabei zum Wunderglauben seine Zuflucht nehmen zu müssen.

Anders als für die Bewohner todter Körper könnte sich die Sache bei den Parasiten verhalten, welche lebende oder absterbende Organismen bewohnen. Hier finden sich die parasitischen Pilze im Innern der Gewebe und häufig geschlossener, noch lebender Zellen, also an Orten, wo Zellbildung erfahrungsgemäss stattfinden kann; die Organismen aber, welche man von Schmarotzerpilzen befallen findet, sind mehr oder minder krank, und es liegt daher die Annahme eines Hervorgehens der Parasiten aus krankhafter Zellbildung ihres Wirthes nahe. In der That ist für viele endophytische Schmarotzerpilze behauptet worden, dass sie aus einer krankhaften Zellbildung ihres Wirthes hervorgehen, den pathologischen Gewebselementen des Thierkörpers vergleichbar; und unter den thierbewohnenden Arten wurde für Entomophthora muscae (vergl. Seite 175) ähnliches angegeben. Ein unumstösslicher Beweis für diese Anschauungsweise schien in dem Vorkommen jugendlicher Schmarotzerpilze im Innern ringsum geschlossener Pflanzenzellen gefunden zu sein. Vergl. besonders Unger, die Exantheme der Pfl. 1833. Beiträge z. vergl. Pathologie. 1840.

[illegible] in Wiegmann's Archiv [illegible] Algensysteme, [illegible] Arbeiten über [illegible] und Nov. Act. [illegible] nebst einer Arbeit [illegible] haben nun aber die [illegible] von B. Prevost, Jos. [illegible] zurückgeführt, indem sie [illegible] bestimmt nachwiesen, [illegible] den Organen seines [illegible] wie das Vorkommen [illegible] immer nur die Folge eines [illegible] der Natur der Objecte zufolge, keine [illegible] werden konnten, so haben [illegible] Einzelfall die Möglichkeit darge- [illegible] seiner elternerzeugten [illegible] auf Grund der bekannten Thatsachen [illegible] Die betreffenden Arbeiten sind [illegible] über das Eindringen der Para- [illegible] habe ich in meiner dort an- [illegible] Ausführliches mitgetheilt [illegible] für Ustilagineen, Pythium und die [illegible] Das Eindringen von Pilzen in todte Zellen war schon [illegible] Schacht Pflanzenzelle beobachtet [illegible]

[illegible] Sporen und Keime der Pilze, auf welche sich die [illegible] gründet, begreift sich leicht, wenn man [illegible] dieser Organe von einem Mycelium oder [illegible] statt der Ausrechnung ungeheurer Ziffern wird [illegible] den Hymenien und Sporen handelnden Capitel [illegible] Eigenschaften der Sporen bedarf es keiner [illegible] dass dieselben in den meisten Fällen leicht beweg- [illegible] und ebenso ist es selbstverständlich, dass unter gün- [illegible] die Sporenmenge eines Pilzes in geometrischer [illegible]

[illegible] die Frage, ob denn eine einzige Spore zur Erzeugung [illegible] Myceliums genügt. Einfache sehr schnell wachsende [illegible] Mucorinen, Penicillium, Dematieenformen u. a. lassen leicht [illegible] Objectträger eine bestimmt bejahende Antwort auf diese [illegible] Grössere Formen setzen der Untersuchung viele Schwierigkeiten [illegible] es meist kaum möglich ist, eine Spore für sich allein auf geeig- [illegible] Boden auszusäen, und weil es sich nach Aussaat vieler Sporen kaum [illegible] lässt, ob ein Fruchtträger aus dem Keimungsproducte einer oder [illegible] entspringt.

Culturversuche auf dem Objectträger) mit Sordaria curvula haben mir jedoch wenigstens für diese gezeigt, dass sich aus einer einzigen Spore ein reich [illegible] Mycelium mit zahlreichen Peritheciumanfängen (die wegen unzu-

reichender Ernährung allerdings nicht zur völligen Ausbildung kamen) zu entwickeln vermag. Hiermit steht die Erfahrung im Einklang, dass die Cultur von Pilzen sehr oft weit besser gelingt wenn eine sehr kleine, als wenn eine grosse Menge Sporen ausgesäet wird.

II. Keimungsbedingungen.

1. Keimfähigkeit.

Die meisten bekannten Fortpflanzungszellen der Pilze (sie seien hier der Kürze halber alle als Sporen bezeichnet) sind vom Augenblick ihrer Reife an keimfähig. Verhältnissmässig wenige treten zunächst in einen Ruhezustand ein, der im Freien bis zum Ende des auf ihre Bildungszeit folgenden Winters dauert, in der Cultur schon während des letzteren beendigt werden kann. Hierher gehören die Teleutosporen der meisten Puccinien (z. B. P. graminis), von Uromyces, Phragmidium, Melampsora, die Schlauchsporen von Erysiphe, denen sich die Oosporen der Peronosporeen, Syzygites, die Asci von Protomyces macrosporus anschliessen. Die Oosporen der Saprolegnieen haben eine kürzere Ruhezeit. Das Misslingen der Keimungsversuche hat öfters in der Nichtberücksichtigung des nothwendigen Ruhezustandes seinen Grund gehabt, letzterer ist daher bei solchen Versuchen nicht ausser Acht zu lassen. Zur Erklärung des nothwendigen Ruhezustandes müssen dieselben Hypothesen, wie für Phanerogamensamen, Algensporen u. s. w. vorläufig dienen.

Die Dauer der Keimfähigkeit ist je nach der Species und Sporenart verschieden. Beschränkt ist sie, soweit die vorhandenen Untersuchungen reichen, bei sämmtlichen Uredineen, und zwar für die verschiedenen Sporenarten in verschiedener Weise. Die mit dem Moment der Reife keimbaren Uredo- und Aecidiumsporen können einige Wochen, selten Monate lang ihre Keimfähigkeit behalten. Diese erlischt jedoch, nach allen sicheren Beobachtungen, spätestens mit dem Ende des Sommers in welchem sie entstanden. Die überwinterten Teleutosporen von Pucc. graminis keimen ungemein leicht im Frühling, langsamer und seltener während des folgenden Sommers. vom August an konnte ich sie nicht mehr zur Keimung bringen. Teleutosporen mehrerer überwinternder Puccinien und Uromyceten, die eigens hierfür aufbewahrt waren, keimten im zweiten Sommer nach ihrer Entstehung nicht mehr.

Den Uredosporen ähnlich verhalten sich die Conidien [illegible] der Peronosporeen. Ihre Entwickelungsfähigkeit erlischt nach einigen Wochen, z. B. nach 6—8 bei C. candidus, nach etwa 3 bei [illegible] Conidien von Per. infestans: vollkommen lufttrockene [illegible] ten Species ihre Entwickelungsfähigkeit schon nach 24 [illegible]

Bei der Mehrzahl der Pilzsporen scheint die Dauer der [illegible] dings weit weniger eingeschränkt zu sein. [illegible] lago Carbo 11, 12, 31 Monate nach der [illegible] struens nach 1 und nach $3\frac{1}{2}$ Jahren: Ustilago Maydis [illegible] ist noch im Laufe des zweiten Jahres keimfähig. [illegible] den folgenden vom Augenblick der Reife an [illegible] curvula zeigten mir nach [illegible]

Anatomie u. Physiol. d. Pfl. (1855), p. 159. Meyen, in Wiegmann's Archiv 1837, p. 419. Pflanzenpathologie (1841), p. 98, 154. Nägeli, Algensysteme. p. 118. Die Stärkekörner (1857), p. 135. Auch Reissek's Arbeiten über Entstehung der Pilze (Haidinger's Samml. Naturw. Abh. I, 1847 und Nov. Act. Nat. Curios. Vol. XXI, pars II, 469) schliessen sich hier an, nebst einer Arbeit Karsten's, Bot. Ztg. 1849, p. 361. Neuere Untersuchungen haben nun aber die erwähnten Ansichten als unhaltbar erwiesen und zu den von B. Prévost, Jos. Banks, De Candolle früher vertretenen Anschauungen zurückgeführt, indem sie die Beobachtungsfehler der oben genannten Schriftsteller bestimmt nachwiesen, die Unmöglichkeit, die Entstehung eines Parasiten aus den Organen seines Wirthes zu beobachten constatirten, und direct zeigten, wie das Vorkommen jenes im Innern geschlossener Gewebe und Zellen immer nur die Folge eines Eindringens von aussen her ist. Wenn auch, der Natur der Objecte zufolge, keine Versuche wie mit todter organischer Substanz angestellt werden konnten, so haben doch die vorhandenen Untersuchungen für jeden Einzelfall die Möglichkeit dargethan, das Auftreten des Parasiten aus der Entwickelung seiner elternerzeugten Keime zu erklären, und die Nothwendigkeit, auf Grund der bekannten Thatsachen diese Erklärung und keine andere zuzulassen. Die betreffenden Arbeiten sind meist oben (S. 188) bei den Uredineen citirt; über das Eindringen der Parasiten ins Innere von lebenden Zellen und Geweben habe ich in meiner dort angeführten Arbeit über die Champignons parasites Ausführliches mitgetheilt, nachdem diese Erscheinungen früher schon für Ustilagineen, Pythium und die Chytridien bekannt waren. Das Eindringen von Pilzen in todte Zellen war schon früher von Unger (Botan. Zeitg. 1847) und Schacht (Pflanzenzelle) beobachtet worden.

Die Allverbreitung der Sporen und Keime der Pilze, auf welche sich die ausgeführte Erklärung ihres Auftretens gründet, begreift sich leicht, wenn man bedenkt, welche immense Mengen dieser Organe von einem Mycelium oder Fruchtkörper producirt werden; statt der Ausrechnung ungeheurer Ziffern wird es genügen, hierfür auf die von den Hymenien und Sporen handelnden Capitel zu verweisen. Nach den bekannten Eigenschaften der Sporen bedarf es keiner besonderen Ausführung, dass dieselben in den meisten Fällen leicht bewegt und verbreitet werden; und ebenso ist es selbstverständlich, dass unter günstigen Entwickelungsbedingungen die Sporenmenge eines Pilzes in geometrischer Progression wachsen muss.

Es stellt sich hier die Frage, ob denn eine einzige Spore zur Erzeugung eines neuen fruchtbaren Myceliums genügt. Einfache sehr schnell wachsende Pilzformen, wie Mucorinen, Penicillium, Dematieenformen u. a. lassen leicht bei Aussaaten auf den Objectträger eine bestimmt bejahende Antwort auf diese Frage erhalten. Grössere Formen setzen der Untersuchung viele Schwierigkeiten entgegen, weil es meist kaum möglich ist, eine Spore für sich allein auf geeigneten Boden auszusäen, und weil es sich nach Aussaat vieler Sporen kaum je entscheiden lässt, ob ein Fruchtträger aus dem Keimungsproducte einer oder mehrerer entspringt.

Culturversuche (auf dem Objectträger) mit Sordaria curvula haben mir jedoch wenigstens für diese gezeigt, dass sich aus einer einzigen Spore ein reich wucherndes Mycelium mit zahlreichen Peritheciumanfängen (die wegen unzu-

reichender Ernährung allerdings nicht zur völligen Ausbildung kamen) zu entwickeln vermag. Hiermit steht die Erfahrung im Einklang, dass die Cultur von Pilzen sehr oft weit besser gelingt wenn eine sehr kleine, als wenn eine grosse Menge Sporen ausgesäet wird.

II. Keimungsbedingungen.

1. Keimfähigkeit.

Die meisten bekannten Fortpflanzungszellen der Pilze (sie seien hier der Kürze halber alle als Sporen bezeichnet) sind vom Augenblick ihrer Reife an keimfähig. Verhältnissmässig wenige treten zunächst in einen Ruhezustand ein, der im Freien bis zum Ende des auf ihre Bildungszeit folgenden Winters dauert, in der Cultur schon während des letzteren beendigt werden kann. Hierher gehören die Teleutosporen der meisten Puccinien (z. B. P. graminis), von Uromyces, Phragmidium, Melampsora, die Schlauchsporen von Erysiphe, denen sich die Oosporen der Peronosporeen, Syzygites, die Asci von Protomyces macrosporus anschliessen. Die Oosporen der Saprolegnieen haben eine kürzere Ruhezeit. Das Misslingen der Keimungsversuche hat öfters in der Nichtberücksichtigung des nothwendigen Ruhezustandes seinen Grund gehabt, letzterer ist daher bei solchen Versuchen nicht ausser Acht zu lassen. Zur Erklärung des nothwendigen Ruhezustandes müssen dieselben Hypothesen, wie für Phanerogamensamen, Algensporen u. s. w. vorläufig dienen.

Die Dauer der Keimfähigkeit ist je nach der Species und Sporenart verschieden. Beschränkt ist sie, soweit die vorhandenen Untersuchungen reichen, bei sämmtlichen Uredineen, und zwar für die verschiedenen Sporenarten in verschiedener Weise. Die mit dem Moment der Reife keimbaren Uredo- und Aecidiumsporen können einige Wochen, selten Monate lang ihre Keimfähigkeit behalten. Diese erlischt jedoch, nach allen sicheren Beobachtungen, spätestens mit dem Ende des Sommers in welchem sie entstanden. Die überwinterten Teleutosporen von Pucc. graminis keimen ungemein leicht im Frühling, langsamer und seltener während des folgenden Sommers, vom August an konnte ich sie nicht mehr zur Keimung bringen. Teleutosporen mehrerer überwinternder Puccinien und Uromyceten, die eigens hierfür aufbewahrt waren, keimten im zweiten Sommer nach ihrer Entstehung nicht mehr.

Den Uredosporen ähnlich verhalten sich die Conidien (auch die Zoosporangien) der Peronosporeen. Ihre Entwickelungsfähigkeit erlischt nach einigen Wochen, z. B. nach 6—8 bei C. candidus, nach etwa 3 bei nicht völlig ausgetrockneten Conidien von Per. infestans; vollkommen lufttrockene hatten bei der letztgenannten Species ihre Entwickelungsfähigkeit schon nach 24 Stunden verloren.

Bei der Mehrzahl der Pilzsporen scheint die Dauer der Keimfähigkeit allerdings weit weniger eingeschränkt zu sein. Hoffmann fand die Sporen von Ustilago Carbo 11, 12, 31 Monate nach der Einsammlung keimfähig; Ustilago destruens nach 1 und nach $3\frac{1}{2}$ Jahren; Ustilago Maidis nach 2 Jahren. Tilletia Caries ist noch im Laufe des zweiten Jahres keimfähig. Die gleich den genannten und den folgenden vom Augenblick der Reife an keimfähigen Ascosporen von Sordaria curvula zeigten mir nach 28monatlicher Aufbewahrung alle sofort Keimung. Die

Sporen von Botrytis Bassiana bleiben, nach Robin's und eigenen Erfahrungen, 1—2 Jahre keimfähig, jedoch nicht viel länger. Die von Rhizopus nigricans Ehr. keimten mir ein Jahr nach ihrer Reife theilweise, nicht alle.

Hohe Temperaturgrade tödten die Sporen, und zwar in Wasser oder Wasserdunst eher als in trockener Umgebung. Der Tödtungpunkt ist erst für wenige Fälle bestimmt worden. In dem oben erwähnten Fall der ausgetrockneten Conidien von Peronosp. infestans erfolgte das Absterben schon bei 22°.

Nach H. Hoffmann ertragen die Sporen von Ustilago Carbo und U. destruens eine Temperatur von 104° bis 120° im Trockenen; im dunstgesättigten Raume liegt der Tödtungspunkt für U. carbo zwischen 58,5° und 62°, für U. destruens bei einstündiger Erwärmung zwischen 74° und 78°, bei zweistündiger zwischen 70° und 73°. Nach Payen (Cpt. rend. Tom. 27, p. 4) ertragen die Sporen eines im Innern von Brod gefundenen Schimmels, Oidium aurantiacum, eine Temperatur von 120°; auf 140° erhitzt waren sie verfärbt und todt.

Pasteur's genaue Versuche zeigten, dass die Sporen von Penicillium glaucum in trockner Luft bei 108° unverändert bleiben. Bei 119°—121° verlieren viele, doch nicht alle ihre Keimfähigkeit, bei 127°—132° alle sehr schnell. Ascophora elegans (= Mucor Mucedo?) hat den gleichen Tödtungspunkt. Aehnliche Resultate ergaben Versuche mit unbestimmten, im Staube enthaltenen Sporen, unter denen Botrytis cinerea P. (Peziza-Conidien) oder eine nahe verwandte Form deutlich bestimmbar ist, welche 121° ertrug. Erwärmung der in Flüssigkeit suspendirten Sporen auf 100° war in den Pasteur'schen Versuchen immer tödtlich. Es darf jedoch hier hinzugefügt werden, dass, nach einer andern Versuchsreihe Pasteur's zu schliessen, die Keime bestimmter Vibrionen in einer schwach saueren Flüssigkeit bei 100°, in einer neutralen oder leicht alkalischen dagegen erst bei 105° absterben.

Nach Schmitz ertragen die Sporen von Penicillium glaucum im Wasser eine Erwärmung auf höchstens 61°; die von Trichothecium roseum nur 12,5° (??), trocken aber 68°—75°; die von Peziza repanda im Wasser 63,75°, trocken 137,5° (?).

Dass die Keime bei höchstens 100° im Wasser fast immer getödtet werden müssen geht schon aus der Gerinnung der Proteinkörper bei dieser Temperatur hervor. Für die verschiedene Resistenz verschiedener Arten ergibt sich aus der Differenz des Gerinnungspunktes verschiedener Eiweisskörper einige, jedoch nach den mitgetheilten Angaben keine ausreichende Erklärung. Die Angabe Spallanzani's (Opusc. trad. par Sénébier II, p. 398), nach welcher Sporen von Rhizopus nigricans, und Meyen's, nach welcher frische Bierhefe im Wasser durch die Siedhitze nicht getödtet werden sollen, sind unrichtig.

Durch Erniedrigung der Temperatur unter den Gefrierpunkt wird die Keimfähigkeit vieler Pilzsporen in keiner Weise beeinträchtigt. Die überwinternden Teleutosporen der Uredineen ertragen die kältesten Winter ihrer Heimathländer im Freien: z. B. Puccinia graminis und Verwandte, Uromyces appendiculatus bei uns jedenfalls mindestens —15° bis —20°. Ebenso die Asci von Protomyces. Nach Hoffmann widerstehen dem Froste die Sporen von Ustilago Carbo, destruens, Trichothecium roseum, Fusarium heterosporum, Penicillium glaucum, Botrytis cinerea, sowohl im Wasser als trocken. Die Bierhefe bleibt, nach Cagniard-Latour, selbst bei —90° lebensfähig.

Aus den mitgetheilten, wenn auch noch dürftigen Daten geht jedenfalls das Eine mit Sicherheit hervor, dass sich über die Dauer der Keimfähigkeit der Pilzsporen, ihre Widerstandsfähigkeit gegen extreme Temperaturerhöhung u. s. w. kein für alle gleichmässig gültiges Gesetz aufstellen lässt, sondern, dass jede einzelne Sporenform und Species besonders untersucht werden muss, wenn man über sie ein sicheres Urtheil erhalten will.

Litteratur.

H. Hoffmann, über die Keimung der Pilzsporen, in Pringsheim's Jahrb. II, 267.
Pasteur, Examen de la doctrine des gén. spontan. Chap. VIII. l. l. c. c.
de Bary, Rech. sur les Champ. parasites, l. c.
Schmitz, Verhandl. d. naturhist. Vereins f. Rheinlande etc. II. (1845.)
Meyen, Jahresbericht, in Wiegm. Arch. IV, 2 (1838) p. 98.
Vgl. auch Tulasne, Carpolog. I. pag. 90.

2. Die äusseren Bedingungen des Keimungsprocesses

sind nach den vorhandenen Daten für die meisten Pilze dieselben, oder doch ganz ähnliche wie für Keime und Samen anderer Gewächse. Von der Temperatur, welche zum Keimen erforderlich ist, scheint allgemein zu gelten, dass ihr Minimum sehr niedrig liegt. Nach Hoffmann (l. c.) keimt Ustilago Carbo schon bei + 0,5° — 1°; Botrytis cinerea bei + 1,6° — 2,1°; Penicillium glaucum bei 6,2° u. s. w.[1]) Allerdings gehen bei solch niedern Graden die Keimungen langsamer und schwächer als bei höherer Temperatur; das Optimum liegt wohl für alle Pilze innerhalb der mittleren Frühlings- und Sommertemperatur, ist übrigens für keinen genau bestimmt. Cystopus candidus fand ich bei + 5° ebensogut Zoosporen und Zoosporenkeime bildend als bei + 25°. Für das Maximum der Keimungstemperatur fehlen gleichfalls noch genaue Bestimmungen. Ustilago destruens keimt, nach Hoffmann, noch bei 38,75° (Minimum nach Hoffmann höher als + 5°).

Nach Beginn der Keimung werden viele (ob alle?) Sporen durch Frost getödtet (Hoffmann).

Alle Pilzsporen erfordern zur Keimung Vorhandensein von Wasser in ihrer Umgebung; wie an dem Anschwellen und dem Auftreten von Vacuolen direct sichtbar ist, beginnt der Keimungsprocess mit Wasseraufsaugung. Ausser den Zoosporenbildenden, den Peronosporae plasmatoparae und den nachher zu nennenden besonderen Ausnahmen keimen die bisher beobachteten Sporen mindestens ebensowohl in einer an Wasserdunst reichen Luft (aus welcher allerdings, wie Hoffmann bemerkt, immer kleine tropfbare Niederschläge erfolgen) oder auf Wassertropfen schwimmend, als wenn sie unter Wasser getaucht sind. Bei vielen, z. B. bei allen Uredineensporen nach Tulasne's und meinen Erfahrungen, bei den Tremellinen u. s. f. wird sogar durch Untertauchen die Keimung stark beeinträchtigt oder völlig verhindert. Andere, z. B. die meisten Schimmelpilze (Penicillium, Botrytis cinerea u. s. f.) keimen auf beide Arten ziemlich gleich gut.

1) Ich gebe immer Centigrade an; Hoffmann hat es manchmal zweifelhaft gelassen, ob er solche oder Réaumur meint.

Ueber die Einwirkung und Nothwendigkeit des Sauerstoffs fehlt es an Untersuchungen.

Für die meisten Sporen, jedenfalls alle in Wasserdunst keimenden (Uredineen, Ustilagineen, Peronospora, Rhytisma etc.) ist, abgesehen vom Sauerstoff, Wasser die einzige Substanz, deren Aufnahme zur Keimung erforderlich ist. Die Ausbildung des Keimschlauchs, des Promyceliums, der Sporidien geschieht im Uebrigen auf Kosten der in der Spore aufgespeicherten assimilirten Stoffe; diese werden, wie die directe Beobachtung lehrt, für die Neubildungen verbraucht: Wägungen würden, wenn sie ausführbar wären, eine Abnahme oder jedenfalls keine Zunahme der organischen Trockensubstanz ergeben. Das Verhältniss ist also das gleiche wie in den ersten Keimungsstadien phanerogamer Samen.

Anders verhält sich eine bis jetzt kleine, durch fernere Untersuchungen aber jedenfalls zu vermehrende Anzahl von Sporen. Ihre Keimung erfolgt nur in solchen Medien, welche die zur Ernährung des Myceliums der Species erforderlichen Stoffe enthalten; ihr Protoplasmagehalt vermindert sich dabei nicht zu Gunsten der Keimungsproducte, sondern bleibt wenigstens längere Zeit hindurch erhalten oder nimmt sammt dem Volumen der Spore zu; es ist also wenigstens in hohem Grade wahrscheinlich, dass hier mit dem Beginn der Keimung auch der Assimilationsprocess beginnt, und dass jene von letzterem abhängig ist. In reinem Wasser oder ungeeigneten Lösungen keimen solche Sporen entweder gar nicht, oder bleiben bei kümmerlichen Anfängen stehen. Hierher gehören die Sporen von Rhizopus nigricans; sie keimen nicht in reinem Wasser, leicht in Fruchtsäften, Zuckerlösungen u. s. w., auf denen das fruchttragende Mycelium gefunden wird. Ferner Mucor Mucedo, von welchem ganz besonders die Conidien (Botrytis Jonesii Berk.) in reinem Wasser nie keimen. Ferner Peziza Fuckeliana: die Ascosporen keimen in reinem Wasser absolut nicht, in Rohrzuckerlösung kaum, sofort in Weintraubensaft oder entsprechend componirten Traubenzuckerlösungen. Die Ascosporen der nahe verwandten P. Sclerotiorum beginnen dagegen leicht ihre Keimung in Wasser und Wasserdunst.

Diese Thatsachen dürften den Schlüssel zur Erklärung des Misslingens mancher bisherigen Keimversuche enthalten.

Gewisse hierher gehörende Eigenthümlichkeiten parasitischer Pilze werden im nächsten Abschnitte besprochen werden.

III. Ernährung der Pilze.

1. Nahrungsmittel. Aufnahme der Nahrung.

Die chemische Analyse ergiebt, dass die Pilze ähnliche Zusammensetzung haben, wie die übrigen Pflanzen, und dass sie gleich diesen Stoffe, die ihnen C, H, O, N liefern und eine gewisse Menge Mineralstoffe als Nahrung aufnehmen müssen. Aus denselben, in ihrer Organisation gegebenen Gründen wie die übrigen Pflanzen, müssen sie die Nahrung zum Behufe der Assimilation ins Innere der Zellen aufnehmen, also in gasförmigem oder tropfbar flüssigem, resp. gelöstem Zustande. Was die Pilze von den meisten andern, speciell von allen mit Chlorophyll und verwandten Pigmenten versehenen Pflanzen auszeichnet, ist

ihre durch den Chlorophyllmangel angezeigte Ernährung von vorgebildeter organischer Substanz, die Unfähigkeit, ihre sämmtlichen organischen Bestandtheile aus unorganischem Rohmaterial zu bilden. Nach ihrem Nahrungsbedürfniss sondern sich die Pilze in zwei schon mehrfach angedeutete Gruppen: Schmarotzer, Parasiten, welche auf lebende Organismen, Thiere und Pflanzen, angewiesen sind; und Bewohner todter, sich zersetzender organischer Körper, welche oben Fäulnissbewohner, Saprophyten genannt worden sind. Eine Anzahl von Pilzen scheint in verschiedenen Lebensstadien beiderlei Ernährungsweisen zu erfordern, nämlich ihre Entwickelung als echte Parasiten zu beginnen und als Saprophyten zu endigen. So die zahlreichen Pyreno- und Discomyceten, welche lebende Pflanzentheile befallen, auf diesen aber erst dann ihre Entwicklungshöhe erreichen, wenn dieselben abgestorben und theilweise zersetzt sind (z. B. die blattbewohnenden Rhytismen, Phacidium, Polystigma Tul., Stigmatea Tul,); ferner die insectentödtenden Parasiten (Torrubia mit ihren Vorformen, Botrytis Bassiana, Entomophthora). Es ist jedoch zweifelhaft, ob bei diesen Pilzen nach dem Absterben ihres Wirthes noch eine Assimilation stattfindet, oder nur, wie bei den Sclerotien, eine Umsetzung und Verbrauchung der während des parasitischen Stadiums aufgespeicherten Reservestoffe.

Im Einzelnen scheint das Nahrungsbedürfniss bei beiden Reihen fast ebenso mannigfaltig zu sein, wie die Pilzspecies selbst. Dies wird angezeigt durch die bekannte Thatsache, dass viele Pilzarten nur auf einem oder einer geringen Anzahl organischer Körper, lebender oder todter, überhaupt zur Entwicklung kommen oder ihre völlige Ausbildung erreichen. Nur eine verhältnissmässig kleine Anzahl von Saprophyten kommt auf sehr verschiedenartigen Substanzen vor, wie Penicillium glaucum, Mucor Mucedo und die Arten, welche faule Hölzer, Pflanzentheile, thierische Excremente verschiedenartiger Herkunft bewohnen.

Welches speciell die Nahrungsmittel sind, deren die einzelne Pilzspecies bedarf, ist nur für wenige, den Saprophyten angehörende Fälle genau bekannt.

Eine Anzahl von Schimmel- und Fermentpilzen, nämlich Penicillium glaucum, Hormiscium Cerevisiae, Rhizopus nigricans nimmt ihren ganzen Bedarf von Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff und mineralischen Bestandtheilen aus dem Boden, in welchem das Mycelium ausgebreitet ist, oder der Flüssigkeit, in welche sie untergetaucht sind. Für Penicillium glaucum und Hormisc. Cerevisiae hat Pasteur gezeigt, dass sie vegetiren und assimiliren, wenn ihnen die nöthigen löslichen Mineralstoffe, stickstoffhaltige Nahrung in Form eines anorganischen Ammoniaksalzes oder einer organischen Verbindung, stickstofffreie Nahrung in Form von Zucker geboten wird. (Zusammensetzung der Versuchsflüssigkeit z. B. 10 Th. Zucker, 0,5 Ammoniaksalz, 0,1 Aschenbestandth. auf 100 Wasser.) Und zwar nimmt der Pilz seinen Kohlenstoff nur als vorgebildete organische Substanz auf; durch Kohlensäure kann ihm der Zucker nicht ersetzt werden. Dagegen können andere organische Substanzen statt desselben dem Penicillium als Nahrung dienen. Pasteur fand, dass dieser Pilz sich gut entwickelt auf einer Flüssigkeit, welche ihm Kohlenstoff und Stickstoff in Form von saurem traubensaurem Ammoniak darbietet. Die Traubensäure ist nach Pasteur's früherer Entdeckung zusammengesetzt aus optisch rechtsdrehender und linksdrehender Weinsäure, und gegen diese beiden zeigt Penicillium das merkwür-

dige Verhalten, dass es allmählich alle rechtsdrehende aufnimmt, während alle linksdrehende in der Flüssigkeit zurückbleibt.

Ueber die mineralische Nahrung hat Raulin für Rhizopus nigricans genauere Untersuchungen angestellt und gefunden, dass dieser Pilz, bei einem Aschengehalt von weniger als 2 Procent, folgende Stoffe, nach ihrer relativen Menge in der Asche und dem Grade der Wichtigkeit für die Entwickelung des Pilzes geordnet, nothwendig erfordert: P. K. Mg. S. Mn.

Die in Rede stehenden Schimmel und die Hefe nehmen aus der Luft Sauerstoff in reichlicher Menge auf, wie dies für alle untersuchten Pilze längst bekannt ist; Stickstoff wird von ihnen in keiner Form aus der Luft aufgenommen.

Dagegen fand Jodin, dass andere, leider nicht näher bezeichnete Schimmelpilze, deren Substanz bis zu 6 Procent Stickstoff enthält, auf stickstofffreien organischen Körpern, wie Lösungen von Zucker, Glycerin, Dextrin, organischen Säuren, wenn sie die nöthigen Aschenbestandtheile aber keine Spur Stickstoff enthalten, gut gedeihen, und dass sie, in einer abgeschlossenen Atmosphäre von N und O cultivirt, eine beträchtliche Menge von N, und zwar bis zu 7 Volumprocente des aufgenommenen O, absorbiren. Ob N als solcher, oder vielleicht nach vorheriger Bildung von salpetrigsaurem Ammoniak (Schönbein) absorbirt wird; ob direct durch den Pilz oder etwa zunächst durch die Versuchsflüssigkeit ist nach den bis jetzt vorliegenden Mittheilungen unentschieden. Aehnliche, jedoch weniger präcise Resultate wie Jodin erhielt Vogel. Er ist vorläufig geneigt, den in die Flüssigkeiten gelangten Staub für die Quelle des Stickstoffs anzusehen.

Vergl. über das Angegebene:

Pasteur, Comptes rend. Tom. 51, p. 298.
Pasteur, Mém. s. l. fermentation alcoolique. Ann. Chim. et Phys. 3e Sér. Tom. 58.
Boussingault, Cpt. rend. Tom. 51, p. 571. Ann. Chim. 3e Sér. Tom. 61 p. 363.
Raulin, Etudes chim. sur la végét. des Mucédinées. Cpt. rend. Tom. 57, p. 228.
Jodin, Du rôle physiol. de l'azote. Cpt. rend. Tom. 55, p. 612.
Vogel, Sitzungsber. d. K. Bayr. Acad. 1862, p. 89.

Normale und üppige Entwicklung von Schimmel — Penicillium glaucum — wurde mehrfach beobachtet auf Lösungen von arseniger Säure, und oft ziemlich concentrirten (Hoffmann, in Pringsh. Jahrb. l. c.; Jäger, Wirkg. d. Arseniks auf Pflanzen, Stuttg. 1864); desgleichen auf Lösungen von Kupfervitriol, Eisenvitriol (Berkeley, Outlines p. 30). Ich habe selbst fussgrosse Häute von Pen. glaucum untersucht, welche sich auf Kupfervitriollösung, die zu galvanoplastischen Zwecken benutzt wurde, gebildet hatten. Es ist wohl unzweifelhaft, dass in diesen Fällen der Pilz von der jedem Organismus unbedingt giftigen gelösten Substanz nichts aufnimmt; ob er aus der Kupferlösung Schwefelsäure assimilirt, ist auch nicht so sicher wie Harvey und Berkeley (l. c.) anzunehmen scheinen.

Nach einer Anzahl bekannter, aber noch genauer zu analysirender und in den soeben mitgetheilten Untersuchungen nicht berücksichtigter Daten ist es gewiss, dass viele Pilze auf verschiedenerlei Substanzen vegetiren, sich selbst üppig entwickeln und Sporen bilden können, aber zur völligen Ausbildung, insonderheit zur Erzeugung der vollkommenen Fructification, eines ganz bestimmten Substrats bedürfen. Rhizopus nigricans z. B. bildet Zygosporen und Sporangien, wenn er auf säuerlichen Früchten (Stachelbeeren, Vogelbeeren, Johannis-

beeren, auch auf Brot) wächst. Auf den ausgepressten Säften jener Früchte, auf Zuckerlösungen u. s. w. wurden, bei sonst oft üppiger Vegetation, nie Zygosporen beobachtet. Syzygites megalocarpus entwickelt seine Sporangien, nach Schacht, auf vielerlei todten organischen Substanzen, wie Brot u. s. f., Zygosporen nur auf fleischigen und zwar, wie es scheint, noch lebenden Schwämmen. Von Peziza Fuckeliana erhält man in ausgepresstem Traubensafte ein überaus massenhaftes, aber immer steriles Mycelium, die später fruchtbildenden Sclerotien nur in den Blättern der Rebe.

Ferner ist hier eine Thatsache zu erwähnen, welche zeigt, dass es Pilze giebt, deren Mycelium zu seiner ersten Ausbildung andere Nahrung erfordert, als zu seiner Weiterentwickelung wenn es einmal ausgebildet ist. Peziza Sclerotiorum findet sich oft üppig und massenhaft Sclerotien bildend auf Rüben (Daucus, Brassica). Ihre Sporen keimen auf jeglichem feuchten Substrat. Die Keimschläuche sterben aber bald ab und entwickeln sich nie zum Mycelium, wenn sie auf Rüben gesät werden; reichliche Mycelium- und Sclerotienbildung findet dagegen auf saftigen Früchten (Weinbeeren, Stachelbeeren, Melonen, Gurken) oder deren ausgepresstem Safte statt; und das hier entwickelte flockige Primärmycelium setzt seine Vegetation und Sclerotienbildung kräftig fort, wenn es auf Rüben übertragen wird.

Für die Schmarotzerpilze ist zwar noch nicht genau bekannt, welches die Stoffe sind, die sie für ihre Ernährung aus lebenden Organismen aufnehmen. Wohl aber kennt man von ihnen eine Reihe bemerkenswerther, zu dem Ernährungsprocess in unmittelbarer Beziehung stehender Thatsachen.

Zunächst gilt dieses für die Pflanzen bewohnenden Parasiten. Bei diesen ist zu unterscheiden zwischen solchen, die ganz oder theilweise im Innern des von ihnen bewohnten Gewächses — ihres Wirthes oder ihrer Nährpflanze — leben, als Endophyten, und anderen (wenigen), welche nur die Oberfläche des Wirthes, als epiphyte Schmarotzer, bewohnen.

Bei sämmtlichen bis jetzt untersuchten Pflanzenparasiten beginnt die Keimung der Sporen ausserhalb der Nährpflanze. Auch von den Endophyten dringen nie die Sporen in jene ein, um erst im Innern zu keimen (wie bis vor kurzem allgemein angenommen wurde), sondern immer die Keimschläuche. Die Bildung dieser beginnt unter alleiniger Einwirkung von Wasser oder feuchter Luft; sie erreichen hier, auf Kosten der in der Spore aufgespeicherten Reservestoffe, eine für jede Art bestimmte Grösse und Form. Finden sie keine geeignete Nährpflanze, so sterben sie rasch ab, sind sie auf eine solche gelangt, so entwickelt sich der Keimschlauch zum Mycelium.

Bei den Endophyten beginnt diese Entwickelung mit dem Eindringen ins Innere des Wirthes und dieses erfolgt, je nach den Species und Sporenformen in verschiedener Weise. Eine erste Reihe von Keimschläuchen tritt nur in die Spaltöffnungen der Nährpflanze ein. Dies gilt zunächst von denen sämmtlicher Uredo- und Aecidiumsporen der Uredineen. Der lange, gekrümmte Keimschlauch wächst über die Epidermis hin; sobald seine Spitze eine Spaltöffnung trifft, senkt sie sich in diese ein, meistens nachdem sie vorher ausserhalb der Spaltöffnung blasig angeschwollen war. Das eingetretene, in der Athemhöhle liegende Ende nimmt rasch an Umfang zu, alles Protoplasma des Keimschlauches wandert in dasselbe ein, dieser stirbt, soweit er sich ausserhalb befindet, sammt der Sporen-

membran ab. Das eingetretene Ende des Keimschlauches treibt sofort Zweige, welche sich zu Myceliumfäden entwickeln (Fig. 81). Es ist eine eigenthümliche Erscheinung, dass die in Rede stehenden Keimschläuche in die Stomata jeder beliebigen phanerogamen Pflanze eintreten, um sich jedoch nur in bestimmten Nährspecies des Parasiten weiter zu entwickeln, in allen anderen dagegen noch innerhalb der Athemhöhle abzusterben. Hierher gehören ferner die kurzen Keime der Sporidien von Puccinia Dianthi DC. Keimt eine Sporidie in der Nähe einer Spaltöffnung, so richtet sich ihr Keimschlauch sofort nach dieser hin, tritt ein und wächst zum Mycelium heran. Findet die Keimung, die in feuchter Luft überall leicht geschieht, an irgend einem anderen Orte statt, so richten sich die Schläuche ordnungslos nach allen Seiten und gehen nach kurzem Längenwachsthum zu Grunde.

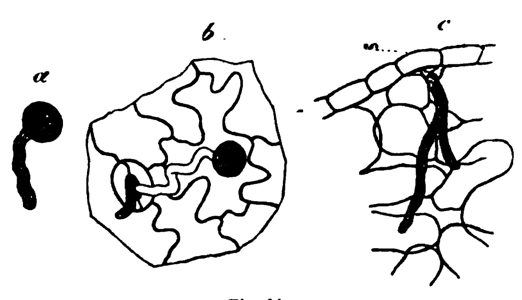


Fig. 81.

Die Schwärmsporen von Cystopus und Peronospora nivea (Umbelliferarum treiben im Wasser schnell absterbende Keimschläuche. In Wassertropfen auf der Oberfläche ihrer Nährpflanzen kommen sie vorzugsweise auf oder dicht neben den Stomata letzterer zur Ruhe und treiben ihre Keimschläuche in diese hinein. Für sämmtliche aufgezählte Keime gibt es keinen anderen Weg, um ins Innere ihres Wirthes zu gelangen, als den angegebenen. Ueber die Ursache für die Fixirung der Zoosporen auf und für die Krümmung der Keimschläuche gegen oder in die Spaltöffnungen ist schwer ins Klare zu kommen; ihre Ermittelung bildet einen dankbaren Gegenstand für fernere Untersuchungen.

Den aufgezählten Fällen scheint sich noch Polydesmus exitiosus (Kühn, Krankh. d. Culturgew.) anzuschliessen; und ferner dürften fortgesetzte Untersuchungen ergeben, dass die Keimschläuche der verschiedenen Sporenformen von Sphaeriaceen, welche auf lebenden oder abgestorbenen grünen Pflanzentheilen gefunden werden (Pleospora, Stigmatea u. s. f.) in die Stomata der lebenden Pflanze eindringen, um sofort oder nach dem Absterben letzterer die Weiterentwicklung zu beginnen. Wenigstens spricht hierfür eine Anzahl gelegentlicher Beobachtungen.

Bei einer zweiten Reihe von Schmarotzerpilzen und Sporenformen dringen die Keime nie in eine Spaltöffnung, selbst wenn die Spore auf einer solchen liegt, sondern bohren sich durch die Epidermiszellen ins Innere der Nährpflanze ein. Hierher gehören die gegenwärtig bekannten Sporidienkeime der Uredineen und Peronosporen (Fig. 82) mit den oben angeführten Ausnahmen, und, nach J. Kühn die Keime von Tilletia Caries, wahrscheinlich auch die von Claviceps und Protomyces. Der Keimschlauch dieser Sporen (er entsteht überall leicht unter allei-

Fig. 81. Uromyces appendiculatus. Vergr. 195. *a* Uredospore, keimend. *b* Ebensolche, Keimschlauch eindringend in eine Spaltöffnung der Blattunterfläche von Faba vulgaris Mch.

c Querschnitt durch ein Blatt von Faba vulgaris. Von der Spaltöffnung *s* aus ein verzweigter Keimschlauch in das Parenchym eintretend.

niger Gegenwart von Wasserdunst) wendet sich nach meist kurzem Verlaufe gegen die Aussenwand der Oberhautzelle, stemmt sein Ende fest auf diese und treibt dann durch die Zellenwand hindurch einen dünnen, auch bei starker Vergrösserung meist nur als einfacher Strich erscheinenden Fortsatz; die Spitze dieses schwillt, sowie sie in den Innenraum der Zelle getreten ist, zu einer erst rundlichen, dann schlauchförmig gestreckten Blase an, in welche der ganze Protoplasmainhalt der Spore einströmt; letztere, sammt dem aussen befindlichen Theile des Keimschlauches erscheint bald nur von wässeriger Flüssigkeit erfüllt und geht rasch zu Grunde. Auch der fadenförmige Fortsatz, welcher die Zellwand durchsetzt, wird undeutlich, die Oeffnung in letzterer, welche er verursachte, wird, wie es scheint, wieder geschlossen; kurze Zeit nach dem Eindringen ist jede Spur dieses Actes verschwunden bis auf ein kleines Fortsätzchen, vermittelst dessen der im Innern der Zelle befindliche Schlauch an der Eintrittsstelle befestigt ist. Der eingedrungene Schlauch wächst nun beträchtlich, verzweigt sich oft noch innerhalb der Epidermiszelle und durchbohrt endlich die Innenwand dieser, um sich in dem darunter liegenden Gewebe zum Mycelium zu entwickeln.

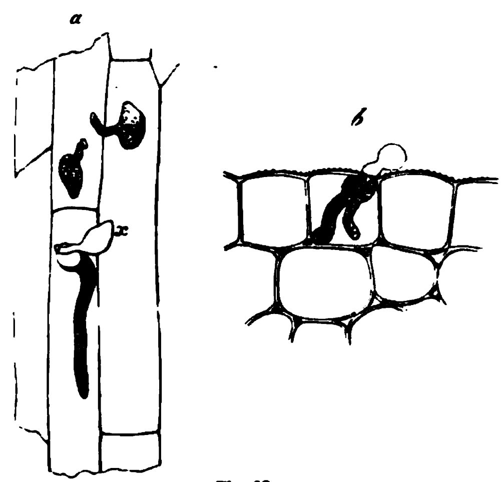


Fig. 82.

Wenig von dem beschriebenen Vorgange verschieden ist das Eindringen der Pythien und Chytridieen. Die zu Ruhe kommende Schwärmspore setzt sich hier auf die Zellen der Nährpflanze fest und treibt meist unmittelbar jenen oben beschriebenen feinen, die Zellwand durchbohrenden Fortsatz. Das eingedrungene Ende dieses verhält sich im Wesentlichen wie oben beschrieben wurde.

Bei wenigen Parasiten endlich — Peronospora infestans und parasitica — treten die Keimschläuche ohne Unterschied sowohl in die Spaltöffnungen als durch die Zellwände ein.

Sämmtliche in die Oberhautzellen eindringenden Keime durchbohren nur die Zellwände bestimmter Nährspecies; auf der Epidermis jeder anderen Pflanzenart verhalten sie sich wie auf Glasplatten: sie treiben Keimschläuche nach beliebiger Richtung und gehen sammt letzteren bald zu Grunde (die der Chytridieen ohne Keimschläuche getrieben zu haben). Bei sehr zahlreichen Untersuchungen habe ich von dieser Regel nur die einzige Ausnahme gefunden, dass die Keime

Fig. 82. Vergr. 390. *a* Uromyces appendiculatus, Sporidien keimend auf der Stengelepidermis von Faba vulgaris Mch.; der Keimschlauch der einen (*x*) in eine Epidermiszelle eingedrungen und bedeutend gewachsen.

b Peronospora infestans Mont. Zoospore keimend und Keimschlauch eindringend in eine (quer durchschnittene) Epidermiszelle von einem Kartoffelstengel. Das Präparat 17 Stunden nach der Aussaat gemacht.

der auf Anemonen schmarotzenden Peronospora pygmaea Unger einmal in die Epidermis von Ficaria ranunculoides eindrangen, um jedoch sofort abzusterben. Die meisten der in Rede stehenden Keimschläuche durchbohren sowohl zarte, jugendliche Epidermismembranen, als auch stark verdickte und cuticularisirte, wenn auch an jenen das Eindringen augenscheinlich leichter und schneller stattfindet. Ein hiervon verschiedenes Verhalten ist bis jetzt nur für die Sporidienkeime von Endophyllum Euphorbiae (und für Synchytrium) bekannt. Erstere dringen nur in die Epidermis der jungen, mit den Sporidien in demselben Frühling entwickelten Blätter der Nährpflanze — Euphorbia amygdaloides L. — ein, in die überwinterten nicht. Synchytrium Taraxaci und ohne Zweifel auch die ihm verwandten Formen dringt nur in junge unentwickelte Organe seiner Nährpflanze, in völlig entfaltete, wenn auch noch jugendliche, dagegen niemals.

Von den Kräften, welche bei der Einbohrung in die Oberhaut wirksam sind, haben wir noch keine nähere Kenntniss.

Alle pflanzenbewohnenden ächten Parasiten kommen nur auf jeweils ganz bestimmten Species von Nährpflanzen zur Entwickelung, sei es, dass eine Schmarotzerspecies nur auf einer einzigen, oder auf einer Anzahl verwandter Nährpflanzenarten wohnt. Jeder Blick in die beschreibende Pilzlitteratur liefert hierfür eine Fülle von Beispielen. Hier seien nur Peronospora Radii, Cystopus Bliti, Rhytisma Andromedae, dem sich viele verwandte Formen anschliessen, Triphragmium Ulmariae, Tr. echinatum beispielsweise als Species genannt, welche erst auf einer Nährpflanzenart gefunden wurden, ferner die Weintrauben-Erysiphe, welche bei uns wenigstens nur Vitis vinifera befällt; und von solchen, die eine Reihe von Species bewohnen, z. B. Cystopus candidus auf vielen Cruciferenarten; Peronospora infestans Mont. auf Solanum tuberosum L., seinen knollenbildenden nächsten Verwandten und S. Dulcamara, S. laciniatum, S. Lycopersicum L.; Sphaeria typhina auf Gramineen; Rhytisma acerinum u. s. w. Bei den Parasiten, welche mehrere Nährspecies bewohnen, sind diese fast immer Angehörige derselben Gattung oder wenigstens natürlichen Familie. Manchmal sind einzelne Arten einer Familie zur Ernährung eines Parasiten geeignet, andere nicht; so entwickelt sich Puccinia Compositarum Schl. z. B. auf Taraxacum, Cirsium arvense, aber nicht auf Tragopogon. Das von Berkeley angegebene Vorkommen von Peronospora infestans Mont. auf Anthocercis viscosa, einer neuholländischen Scrophularinee, das von mir angegebene Vorkommen der Cruciferen bewohnenden P. parasitica auf Reseda luteola sind unter den endophyten Schmarotzern jedenfalls seltene, noch der Prüfung bedürftige Ausnahmefälle. Grösser scheint die Mannigfaltigkeit der Nährpflanzen bei der jedenfalls vorwiegend epiphytischen Gattung Erysiphe, wenigstens bei manchen Arten derselben, zu sein. E. guttata z. B. bewohnt (nach Tulasne, Carpol. I, p. 159) die Blätter von Corylus, Carpinus, Fagus, Betula, Crataegus, Fraxinus; auch E. communis scheint über vielerlei Phanerogamen verbreitet zu sein; doch haben hier erst ausführlichere Untersuchungen die Grenzen dieser Species sicherzustellen. Ueberhaupt ist zu erwarten, dass genauere mikroskopische Untersuchungen die Zahl der Schmarotzerspecies vielfach vermehren und gleichzeitig die Anzahl der Nährspecies, welche die einzelne Art bewohnt, vermindern werden.

Zu den einzelnen Organen und Geweben ihrer Nährpflanzen zeigen die verschiedenen Arten von Parasiten verschiedenes Verhalten. Es ist seit lange be-

kannt, dass die Fructification vieler Parasiten nur auf bestimmten Organen, Wurzeln, Blättern, Früchten u. s. w. ihres Wirthes gefunden wird. Genauere Untersuchung zeigt ferner, dass die einzelnen Arten der Endophyten ihre verschiedenen Fortpflanzungsorgane constant in oder auf bestimmten Geweben der befallenen Theile bilden: Im Innern des Parenchyms, inter- oder intracellulär (z. B. Ustilagineen, Protomyces, Sexualorgane der Peronosporeen); sehr oft unter der entweder unverletzten, oder zuletzt aufreissenden Epidermis (z. B. Uredineen, viele Pyreno- und Discomyceten); in manchen Fällen bilden sich die Fruchtlager selbst zwichen den Epidermiszellen und der Cuticula oder den Cuticularschichten, letztere abhebend und zuletzt oft in verschiedener Weise perforirend (Rhytisma Andromedae, Exoascus Pruni, Spermogonien von Puccinia Anemones u. a. m.); endlich treten viele endophyte Pilze zum Behufe der Fruchtbildung an die Aussenfläche, theils durch die Stomata, theils indem sie die Hyphen die Oberhautzellen perforiren und aussen die Fruchtträger entwickeln (Conidienträger von Peronospora, Ustilago hypodytes, Sorisporium Saponariae, Sphaeria typhina u. s. f.) Auch die in Algenzellen lebenden Pythien sind hier zu nennen, und es ist die Frage, ob nicht selbst das epiphytische Mycelium von Erysiphe (soweit es sich nicht aus den Conidien entwickelt) ursprünglich aus dem Innern der befallenen Pflanze auf ihre Oberfläche tritt. Nicht minder verschieden ist die Verbreitung des Myceliums und selbst das Verhalten der eindringenden Keime. Bei den Parasiten, welche phanerogame Pflanzen bewohnen, kennt man in dieser Beziehung hauptsächlich (für vielerlei Einzelheiten ist auf die Monographien zu verweisen folgende Fälle.

1) Die Keime dringen in Stengel, Blätter und Blüthentheile an jeder beliebigen oder, für die oben bezeichneten Fälle, an jeder mit Spaltöffnungen versehenen Stelle ein, das Mycelium entwickelt sich und fructificirt hier, und überschreitet nicht die nächste Umgebung des Ortes, wo das Eindringen stattfand, es geht z. B. nicht über das Foliolum, wo es sich entwickelte, hinaus. Hierher viele Uredineen, z. B. Puccinia graminis, P. straminis; Uromyces Phaseolorum, U. appendiculatus u. s. f.

2) Die Keime dringen überall ein, wie in dem ersten Falle, oder entwickeln sich (bei Epiphyten) auf jedem Punkte der Oberfläche, das Mycelium überwuchert oder durchwuchert von den Punkten seiner ersten Entwickelung aus die ganze Pflanze oder doch weite Strecken derselben und fructificirt allerwärts. Hierher viele Erysiphen, z. B. E. communis, Peronospora-Arten, z. B. P. Alsinearum, P. Ficariae, auch wohl P. infestans u. a.

3) Eindringen und Verbreitung des Myceliums wie bei dem zweiten Fall, aber Fruchtbildung nur oder ganz vorzugsweise in bestimmten Organen. Endophyllum Sempervivi dringt im Frühling in jedes beliebige Blatt der Nährpflanze ein, durchwuchert alle Theile letzterer und fructificirt im nächsten Frühling in den jüngeren der überwinterten Blätter.

4) Eindringen, Myceliumentwickelung und Fructification erfolgt nur an einem bestimmten Organe (z. B. Fruchtknoten) der Nährpflanze, die ganze parasitische Entwickelung des Pilzes verläuft in diesem Organe: Claviceps (S. 36 u. 198).

5) Das Eindringen geschieht an bestimmten Punkten, das Mycelium durchwächst von diesem aus die ganze Nährpflanze, um fern von der Eintrittsstelle, aber wiederum in bestimmten Organen zu fructificiren. Für Endophyllum

Euphorbiae ist der Ort des Eindringens oben angegeben worden; das durch die ganze Nährpflanze verbreitete Mycelium fructificirt nur in den Blättern der jungen (durch den Pilz verunstalteten) Blüthenstengel. Tilletia Caries dringt in die Achse (vielleicht auch die Würzelchen) der keimenden Weizenpflanze ein; das Mycelium wächst mit dem Stengel dieser empor, um in den Fruchtknoten zu fructificiren. Aehnlich verhält sich Ustilago destruens, U. Carbo Tul. (nach Hoffmann) und wohl die meisten in Blüthen und Früchten sporenbildenden Ustilagineen. Cystopus candidus treibt, auf Capsella und Lepidium sativum, zwar in sämmtliche Spaltöffnungen seine Keimschläuche, diese entwickeln sich aber nur dann weiter, wenn sie in die Cotyledonen eingetreten waren. Das Mycelium durchwächst von hier aus die ganze oberirdische Pflanze, um sowohl in allen grünen Organen, als vorzugsweise den Blüthen und Inflorescenzen zu fructificiren. An manchen Cruciferen, z. B. der saftigen Heliophila crithmifolia, vermögen die eingedrungenen Keime sich auch in den anderen Blättern zum Mycelium zu entwickeln, hier verhält sich der Parasit wie unter 2) angegeben wurde.

Für viele Schmarotzerpilze wissen wir zur Zeit, dass ihr Mycelium durch die ganze Nährpflanze, oder doch weite Strecken derselben verbreitet ist und nur in bestimmten Organen fructificirt, ohne von dem Eindringen Kenntniss zu haben; ob sie unter 5) oder 3) gehören ist daher zweifelhaft. Beispiele: Sphaeria typhina, Uromyces scutellatus (Aecidium Euphorbiae Cyparissiae), Puccinia Anemones, Aecidiumform von Pucc. Tragopogonis, Ustilagineen, Peronospora Radii dBy u. s. f.

Von dem Perenniren endophyter Mycelien ist im zweiten Capitel (Seite 42) die Rede gewesen.

Eine weitere Eigenthümlichkeit mancher Endophyten mit pleomorpher Fortpflanzung besteht darin, dass sie zwar die ganze Nährpflanze durchwuchern und auf den verschiedenartigen Theilen dieser Reproductionsorgane bilden, aber bestimmte Fortpflanzungsorgane nur auf oder in bestimmten Theilen des Wirthes entwickeln. Cystopus Bliti bildet seine Conidien nur auf den Blättern, Oosporen nur in den Stengeln der Nährpflanze (Amarantus Blitum Auct.), Cyst. candidus bildet Conidien reichlich auf allen oberirdischen Organen seiner Nährpflanzen; seine Oosporen fand ich niemals in Laubblättern; manche Peronospora-Arten verhalten sich ähnlich, z. B. die P. Arenariae Berk. auf Möhringia trinervia.

Ferner ist eine Anzahl pflanzenbewohnender Parasiten mit pleomorpher Reproduction bekannt, welche mehrere oder viele Nährpflanzen bewohnen, auf allen Sporen bilden, aber, wenigstens in den Gegenden, wo die bisherigen Untersuchungen stattgefunden haben, nur auf einzelnen bestimmten Arten auch ihre Fructification, d. h. die höchstorganisirten, den Gipfelpunkt der Entwickelung bezeichnenden Fortpflanzungsorgane. Von mehreren hierher gehörigen Fällen aus der genauer untersuchten Gruppe der Peronosporeen sei hier nur Cystopus cubicus erwähnt, ein Parasit, welcher auf Tragopogon-, Podospermum-, Scorzonera-Arten üppig gedeiht und Conidien entwickelt, mit Oosporen dagegen bis jetzt ausschliesslich — aber sehr häufig — auf Scorzonera hispanica gefunden worden ist. Aehnliches findet sich bei manchen Uredineen, bei Erysiphe-Arten und es dürfte hier der Ort sein, die Erysiphe der Weintraubenkrankheit zu erwähnen. Trotz seiner verderbenbringenden weiten Verbreitung bildet diese

Parasit der Weinrebe östlich vom Rhein und nördlich von der Alpenkette nur Conidien (Oidium Tuckeri Berk.); in den transalpinen Ländern und dem westlicheren Europa ausserdem auch Pycniden (Ampelomyces Cesati, Cicinobolus Ehrbg.). Seine Perithecien sind bis jetzt unbekannt, die sichere Bestimmung der Species daher unmöglich. Ob die Perithecien auf anderen Nährspecies als Vitis vinifera zur Entwickelung kommen, welche diese und welches ihr Vaterland ist, muss noch untersucht werden.

Von solchen pleomorphen Arten, welche, wie die Uredineen, einen typischen Generationswechsel zeigen, können viele ihren ganzen Entwickelungsgang auf einer einzigen Nährspecies durchlaufen, oder beliebig zwischen einigen Arten von Wirthen wechseln. So läuft z. B. die ganze Entwickelung von Uromyces Phaseolorum auf Phaseolus-Arten ab, die von Ur. appendiculatus auf Vicieen; Puccinia Tragopogonis auf Tragopogon; P. reticulata auf Myrrhis und Chaerophyllum; P. Falcariae auf Falcaria Rivini; Puccinia Violarum auf Viola silvestris und Verwandten u. s. f. Ich nenne solche Parasiten autöcische. Bei andern, die ich heteröcische nenne, ist dagegen, wie von vielen parasitischen Helminthen aus den Ordnungen der Trematoden, Cestoden u. s. f. seit längerer Zeit bekannt ist, der Generationswechsel oder die Metamorphose mit Nothwendigkeit an einen bestimmten Wechsel des Wirthes gebunden. Ich habe eine solche Heteröcie zuerst für Puccinia graminis nachgewiesen, für welche sie, oder doch ihre Folgen, schon seit mehr als 100 Jahren den Landwirthen bekannt war, die trotz des Widerspruches der Botaniker, die Behauptung aufrecht erhielten, Getreide werde in der Nähe von (äcidiumtragenden) Berberitzensträuchern vom Roste, d. h. der Puccinia graminis, befallen. Dieser Parasit zeigt den oben beschriebenen Pleomorphismus und Generationswechsel der Uredineen in seiner reichstgegliederten Form (vergl. pag. 184). Seine Teleutosporen überwintern auf den alten Halmen cultivirter und wildwachsender Gramineen (zumal Triticum repens), die Keimschläuche der im Frühling entwickelten Sporidien dringen in die Epidermiszellen von Berberis vulgaris ein und nur in diese, nie in eine Graspflanze. Sie wachsen in der Berberis rasch zu einem äcidiumbildenden, nie Uredo- oder Teleutosporen erzeugenden Mycelium heran (Aecidium Berberidis Gm.), und die Keimschläuche der Aecidiumsporen entwickeln sich, wenn sie in die Stomata geeigneter Gramineen — und nur dieser — eingetreten sind, zu dem Uredo- und Teleutosporen bildenden Mycelium. Die Keimschläuche der Uredosporen entwickeln sich ihrerseits nur in Gramineen weiter, und zwar auf die für sämmtliche Uredosporen beschriebene Weise.

Andere grasbewohnende Puccinien, deren Entwickelung ich bis jetzt verfolgen konnte, sind in ganz derselben Weise heteröcisch wie Puccinia graminis, nur dass sie ihre Aecidien in anderen dicotylen Gewächsen entwickeln: Pucc. Straminis Fuckel in Borragineen (Anchusa, Lycopsis, — Aecidium Asperifolii P.); Pucc. coronata Corda in Rhamnus Frangula und cathartica (Aec. Rhamni P.) Oersted hat, nach einer kürzlich vertheilten vorläufigen Mittheilung, nachgewiesen, dass Podisoma Juniperi Sabinae eine heteröcische Uredinee ist; die aus ihren (durchaus mit Puccinia conformen) Teleutosporen entwickelten Sporidien dringen in die Blätter der Birnbäume, um hier die als Roestelia cancellata allgemein bekannte Aecidienform auszubilden. Auch für diesen Fall von Heteröcie waren schon vorher durch im Grossen gemachte

Erfahrungen Andeutungen vorhanden (vergleiche Botanische Zeitung 186?
p. 288.)

Wie ich anderwärts ausführlicher angedeutet habe, ist zu erwarten, dass i
der Heteröcie der Schlüssel zur Ermittelung vieler gegenwärtig noch räthselhafte
Pilzentwickelungen gefunden ist — ein Schlüssel, der freilich vorsichtige Hand-
habung erfordert.

Schliesslich ist hervorzuheben, dass das Eindringen und die Entwickelun
aller bisher näher untersuchten ächten Pflanzenparasiten keineswegs irgend ein
Erkrankung oder «krankhafte Prädisposition» ihres Wirthes voraussetzt, wa
öfters behauptet worden ist, sondern dass dieselben völlig gesunde Pflanzen be-
fallen. Es mag sein, dass Gewächse, zumal Culturpflanzen, in Folge von Er-
nährungsanomalien die Vegetation des Parasiten mehr fördern, demselben besse
zusagen, als in ihrem völlig normalen und gesunden Zustande, allein es lieg
kein Grund vor, einen krankhaften Zustand des Wirthes als **Bedingung** fü
die Entwickelung des Parasiten anzusehen. In der Regel dürfte im Gegenthei
ein Parasit um so besser gedeihen, je besser seine Nährpflanze ernährt ist. Un
daran ist kein Zweifel, dass der Tod und die beginnende Fäulniss der Nährpflanz
immer den Parasiten tödten und nicht etwa, wie man oft gesagt hat, seine Ent-
wickelung fördern oder gar erst ermöglichen. Behauptungen dieser Art beruhe
theils auf der Mangelhaftigkeit früherer Untersuchungen, theils auf Verwechslun
ächter Schmarotzer mit den auf bestimmte faulende Pflanzentheile angewiesene
Saprophyten.

Von der Vegetation der **thierbewohnenden Parasiten** weiss man zu
Zeit sehr wenig. Eine ziemliche Anzahl von Pilzen entwickelt ihr Mycelium i
dem Körper lebender Gliederthiere, zumal Insecten, auf Kosten der Organe de
Thieres und beginnt entweder schon zu Lebzeiten des letzteren die Fruchtträge
aus der Körperoberfläche hervorzutreiben, wie bei den im vorigen Jahrhundert
berühmten »vegetirenden« Insecten Westindiens (Muscae vegetantes, Guêpe
végétantes), oder fructificirt in den meisten Fällen erst nach dem unter eigenthüm-
lichen Symptomen eingetretenen Tode des Thieres (Entomophthora, Botrytis Bas-
siana, Cordyceps s. Torrubia mit ihren Vorformen, vergl. Seite 175, 197).

Säet man die Sporen von Botrytis Bassiana, dem Muscardinepilz, auf de
geeigneten Wirth, d. h. auf die lebende Seidenraupe, und nach Audouin auc
andere Raupen (z. B. Papilio Machaon, Bombyx Neustria u. a.) aus, so wird da
Thier von der Muscardine befallen, d. h. das Mycelium beginnt in der lebende
Raupe seine Entwickelung, und treibt, nachdem vor oder nach der Einpuppung
oder selbst nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe der Tod eingetreten ist, sein
zahlreichen schneeweissen Fruchthyphen aus dem mumienartig erstarrende
Körper hervor. Man erhält das gleiche Resultat, wenn die Sporen durch eine
kleinen Hautstich eingeimpft oder nur aussen aufgestreut werden. Als jüngste
Entwickelungsstadium des Pilzes findet man einige Zeit vor dem Tode des Thiere
zarte cylindrisch-spindelförmige, stumpfe Schläuche in der Blutflüssigkeit schwim-
mend. Die kleinsten derselben sind etwa $^1/_{450}$ Mm. lang, viertels- oder drittels-
so breit, alle Uebergänge von ihnen zu grösseren und zu verzweigten septirte
Myceliumfäden leicht zu beobachten. Wie sie sich entwickeln und bei blossem
Aufstreuen der Sporen in die Körperhöhle gelangen, ist unbekannt. Da di
Sporen in feuchter Luft und im Wasser leicht keimen, und nach den für di

endophyten Pilze bekannten Thatsachen ist es wahrscheinlicher, dass die Keimschläuche die Haut durchbohren und im Innern der Leibeshöhle die Schläuche auf irgend eine Weise bilden (abschnüren?), als dass die runden Sporen als solche eindringen, und erst im Innern keimen, wie früher angenommen und von Robin ausführlich erklärt wurde. Dass das ausgebildete Mycelium auf Kosten der Organe des Thieres lebt und diese fast aufzehrt, ist längst bekannt.

Soweit es aus den mitgetheilten Beobachtungen und aus meinen wenigen eigenen Versuchen beurtheilt werden kann, ist kein zwingender Grund vorhanden, anzunehmen, dass die Entwickelung des Muscardinepilzes eine vorherige Erkrankung seines Wirthes nothwendig voraussetzt — eine Annahme, welche Robin für sämmtliche thierbewohnende Schmarotzerpilze aufstellt, und welche zwar nirgends experimentell widerlegt, aber für den vorliegenden und verwandte Fälle ebenso wenig bewiesen und, der Analogie zufolge, unwahrscheinlich ist. Die bekannten Thatsachen gestatten die Annahme, dass Botrytis Bassiana in die gesunde Raupe eindringt und sich in dieser ausbildet. Für die oben genannten übrigen insectenbewohnenden Gattungen, bei denen über das Eindringen noch gar nichts bekannt ist, darf auf Grund der übereinstimmenden späteren Entwickelungserscheinungen ein dem Muscardinepilz ähnliches Verhalten wenigstens vermuthet werden.

Erwähnt muss hier noch werden Lebert's Panhistophyton, Nägeli's Nosema Bombycis, die kleinen länglichen Körperchen, welche bei der gegenwärtig so verheerenden epidemischen Krankheit der Seidenraupe (Gattine, Necrose) in dem kranken Thiere massenhaft gefunden werden. Ueber die Herkunft jener Körperchen, ihre causalen Beziehungen zur Krankheit liegt allerdings noch nichts Sicheres vor; ob sie überhaupt zu den Pilzen gehören, ist zweifelhaft. Leydig hat solche Gebilde auch in andern Insecten und in Daphnien gefunden.

Auf und in dem Körper höherer Thiere kommt eine Anzahl parasitischer Pilze in Begleitung von jeweils besonderen Krankheitssymptomen vor. Sie sind auf dem menschlichen Körper am genauesten untersucht (vergl. Robin's reichhaltiges Sammelwerk oder Küchenmeisters Lehrbuch), die wichtigsten, hier zu erwähnenden: Achorion Schoenleinii Remak, der Pilz des Favus oder der Porrigo lupinosa; Trichophyton tonsurans Malmsten (Pilz der Tinea oder Herpes tonsurans, nach Köbner identisch mit dem Pilze der Sycosis oder Mentagra parasitica, Microsporon Audouini und M. Mentagrophytes Rob.); Microsporon furfur Rob. (Pityriasis versicolor); Oidium albicans Rob., der Pilz des Soor (Mundschwämmchen, Muguet, Stomatitis pseudomembranacea etc.); Chionyphe Carteri Berk.

Die drei erstgenannten Pilze, denen sich andere, in der medicinischen Litteratur beschriebene, vielleicht specifisch verschiedene anschliessen, bewohnen die menschliche Haut bei ihren oben genannten charakteristischen Erkrankungen. Sie wuchern in und unter der Epidermis, in den Haarbälgen und Haaren. Trichophyton tonsurans ist auch auf Rindern, Pferden, Hunden, Kaninchen, Achorion auf der Hausmaus, dem Kaninchen, dem Kopfe des Haushuhns beobachtet werden; Microsporon furfur wurde von Köbner auf Kaninchen mit Erfolg übertragen. Alle drei sind also Parasiten, welche verschiedenerlei Säugethiere und Vögel bewohnen können. Sie lassen sich durch Aussaat ihrer Sporen von einem Individuum auf andere, von Menschen auf Thiere und umgekehrt übertragen,

und mit ihrer Entwickelung tritt die jeweils characteristische Krankheitsform auf. Köbner übertrug alle drei genannten Pilze nebst den betreffenden Erkrankungen der Haut auf sich selbst; schon Remak säete den Favus auf seinem Vorderarm an; nach diesen Versuchen und zahlreichen, damit übereinstimmenden Erfahrungen dürfte es jedenfalls sehr zweifelhaft sein, dass die Vegetation genannter Schmarotzerpilze nicht auf gesunden Individuen stattfindet, und dass sie eine krankhafte Prädisposition ihres Wirthes — oder jede Species eine besondere Prädisposition — als nothwendig voraussetzen. Allerdings mögen Gründe vorliegen, welche dafür sprechen, dass gewisse Prädispositionen des Patienten die Entwickelung der oder eines bestimmten Pilzparasiten wenigstens begünstigen; Gründe, deren Discussion zu sehr auf medicinisches Gebiet führen würde, um hier Platz finden zu können.

Eine Frage, welche hier erörtert werden muss, ist dagegen die, ob die genannten Pilze wirklich besonderen eigentlich parasitischen Species angehören oder nicht. Was man von Organen derselben bis jetzt kennt, sind lediglich Myceliumfäden, deren Zweige sich zu Reihen oder Ketten keimfähiger Sporen abgliedern, etwa wie die Zweige des Myceliums von Mucor Mucedo, aus denen sich die reihenweise verbundenen Brutzellen entwickeln (Seite 179). Eigentliche, die Species characterisirende Fructificationsorgane sind nicht bekannt. Bei der Häufigkeit in Rede stehender Erkrankungen und ihrer Begleiter liegt es daher nahe, die vollständige Fructification letzterer anderwärts, und zwar in bekannten Pilzformen zu suchen. Cultivirt man den vom Thierkörper weggenommenen Parasiten in Wasser, Zuckerlösung u. s. w., so wird die Keimung seiner Sporen beobachtet, und nach kurzer Zeit treten in der Cultur allverbreitete Schimmelformen, wie Penicillium glaucum, Aspergillus glaucus, oder Hefezellen auf; letztere und die Mycelfäden des Penicillium gleichen mehr oder weniger den Sporen und dem Mycelium fraglicher Parasiten; sie stehen mit diesen in unmittelbarer Berührung, so dass es scheint, als entwickelten sie sich, nach Veränderung des Mediums, aus denselben. Daher die vorzugsweise in England vertretene, von Tilbury Fox bis zur Carricatur ausgemalte Ansicht: Achorion, Trichophyton u. s. w. sind weiter nichts als brutzellenbildende Mycelien gewöhnlicher Schimmel- und Fermentpilze, zumal Penicillium, Hormiscium Cerevisiae, entwickelt auf dem zu ihrer Ausbildung irgendwie besonders prädisponirten Thierkörper. Je nach der speciellen Prädisposition des letzteren kann sich derselbe Schimmel entweder zu Achorion oder Trichophyton u. s. w. entwickeln.

Wenn man bedenkt, wie ungemein oft Penicillium und Horm. Cerevisae in den verschiedensten sorgfältigst gehaltenen Pilzculturen auftreten, und zwar nachweislich aus ihren allverbreiteten Keimen entstanden; wenn man ferner im Auge behält, dass ein Fernhalten dieser Keime von den in Rede stehenden Culturobjecten ein Ding der Unmöglichkeit ist; und dass selbst von geübten Mycologen Penicillium-Mycelium mit dem anderer Pilze leicht verwechselt werden kann, Hefezellen mit Sporen; so wird die obige Meinung, in der Form, wie sie bis jetzt von offenbaren Nichtmycologen ausgesprochen wurde, im höchsten Grade zweifelhaft. Dass Aspergillus, Penicillium glaucum und Horm. Cerevisiae selber ganz gewiss keine eigentlichen Fructificationsformen von Pilzspecies sind, kann dabei selbst ganz ausser Acht bleiben. Jedenfalls muss obige Ansicht so lange für unerwiesen gelten, und die fraglichen Pilze für eigentliche specifische Para

siten, als es nicht experimentell erwiesen ist, dass durch Aussaat von Penicillium, Torula etc. auf geeignete Hautflächen unzweifelhafter Favus, Herpes tonsurans u. s. f. mit den charakteristischen Pilzen, oder aus Aussaat von einem der letzteren ein anderer Hautpilz entsteht. Aussaaten dieser Art, welche in neuester Zeit von Köbner angestellt worden sind, haben, bis jetzt wenigstens, nur negative Resultate ergeben.

Oidium albicans Rob., eine ebenfalls nur im fructificationslosen, Brutzellen oder Conidien bildenden Zustande bekannte Pilzform, entwickelt sich und wuchert in dem Pflasterepithel der Mundhöhle, des Rachens, Oesophagus und Kehldeckels der Soorkranken (meist kleiner Kinder, seltener kachektischer Erwachsener). Ueber sein jedenfalls exceptionelles Vorkommen an anderen Organen scheinen die Pathologen noch nicht einig zu sein. In den weissen Membranen, welche als charakteristisches Symptom auf den erkrankten Organen auftreten, und zwar, nach A. Vogel, in dem zweiten Stadium der Krankheit, ist der Pilz massenhaft vorhanden. Bedingung seines Auftretens ist nach dem genannten Gewährsmann eine vorhergehende entzündliche Affection der Mundschleimhaut, verbunden mit dem Auftreten wenn auch geringer Menge freier Säure auf derselben. Die gesunde Schleimhaut befällt er nach den meisten Autoren nicht; Gubler berichtet jedoch über einige Versuche, bei denen Pilz und Krankheit mit Erfolg auf gesunde Schleimhaut übergesiedelt wurden. Nach Vogel wächst der Pilz auch ausserhalb des Organismus, in nicht alkalischen Flüssigkeiten, wie Zuckerwasser, Brunnenwasser etc. Da solches auch in gewissem Maasse bei ächten Parasiten (Keimschläuche der Uredineen, Peronospora u. s. f.) eintritt, so kann hieraus nicht gefolgert werden, dass O. albicans kein specifischer Parasit sei; vielmehr muss die Entscheidung hierüber ferneren Untersuchungen überlassen bleiben.

Als einer der bemerkenswerthesten Fälle von Vorkommen parasitischer Pilze im lebenden menschlichen Körper ist endlich der von Dr. H. V. Carter und H. J. Carter in Indien beobachtete Pilz zu nennen, der in Form schwarzer, bis halbzollgrosser, aus verflochtenen Hyphen bestehender Massen in den Knochen und tiefer liegenden Weichtheilen des Fusses wächst bei schweren Geschwulstbildungen und Zerstörungen dieser Theile. Eine genauere Beschreibung dieses Pilzes ist wohl von Berkeley zu erwarten, der ihn Chionyphe Carteri genannt hat; über seine Entwickelungs- und Vegetationsbedingungen ist meines Wissens noch nichts Positives bekannt.

Die angegebenen Beispiele genügen, um darzuthun, wie wenig über die Vegetationsbedingungen in Rede stehender Pilze bekannt und wie sehr ein genaueres Studium derselben im Interesse der Mycologie und Pathologie wünschenswerth ist. Für weitere Einzelheiten muss hier auf die medicinische Litteratur verwiesen werden.

Unzweifelhaft ist es auf der anderen Seite, dass in ziemlich zahlreichen Fällen ächte Schimmelpilze, Saprophyten, in und auf lebenden Thieren und Menschen gefunden werden, angesiedelt auf krankhaft veränderten und in Zersetzung begriffenen Organen oder Secreten. So besonders die Aspergilli und verwandte Formen — ihr richtiger Name dürfte wohl meistens Asp. glaucus und Penicillium glaucum lauten — in den Bronchien, Lungen, Luftsäcken von Vögeln, Säugethieren und Menschen, in dem menschlichen äusseren Gehörgange u. s. w. Virchow hat sie schon in der unten zu nennenden schönen Arbeit als secundäre

Ansiedler auf zersetzten Theilen klar bezeichnet. Vom mycologischen Gesichtspuncte aus bedürfen sie allerdings noch genauerer Bearbeitung.

Schliesslich ist hier der Pilze kurz zu gedenken, welche im Innern intacter, angeblich frischer Hühnereier gefunden und solange mit besonderem Interesse betrachtet wurden, als man keine klare Kenntniss davon hatte, dass die Hyphen der Pilze durch Membranen hindurch in geschlossene Höhlungen einzudringen vermögen. Zur Zeit handelt es sich zunächst darum, die in den Eiern gefundenen Pilze genauer zu untersuchen und zu bestimmen, als seither geschehen ist. Erst wenn dieses gethan ist, wird es möglich sein, zu entscheiden, ob es sich hier um specifische Parasiten oder um Schimmel und Saprophyten handelt.

Litteratur.

a) Pflanzenbewohnende Parasiten.

Siehe die oben bei den Uredineen citirten Arbeiten, zumal von

Tulasne, Kühn, de Bary, Hoffmann's Mycol. Bericht. Bot. Ztg. 1865, p. 74.

Kühn, Durieu, über Claviceps. Vergl. Seite 198 und 199.

Oersted, Om Sygdomme hos Planterne. Kjobenhavn 1863.

Oersted, Compt. rend. provisoire de quelques observations sur le Podisoma Sabinae et la Roestelia cancellata.

de Bary, Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit. Leipzig 1861.

Die ältere Litteratur findet sich in den genannten Arbeiten citirt.

Auch die Arbeiten über Chytridium sind hier zu nennen:

Cohn, Unters. über Entw. der mikr. Algen u. Pilze. Nov. Act. Acad. Nat. Cur. 1854.

A. Braun, Ueber Chytridium. Monatsber. Berlin. Acad. 1855 u. 1856. Abhandl. Berl. Acad. 1855.

Cienkowski, Bot. Ztg. 1857, pag. 233.

Schenk, Verhandl. Physik. Med. Ges. Würzburg, T. VIII, IX.

de Bary u. Woronin, Beitr. z. Kenntn. der Chytridieen. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. 3, Heft 2, p. 22.

b) Parasiten des Thierkörpers:

Ch. Robin, Histoire naturelle des végétaux parasites qui croissent sur l'homme et sur les animaux vivants. Paris 1853. (Reiches Sammelwerk; für die ältere Litteratur, die hier nicht aufgezählt wird, zu vergleichen).

Berkeley, On some entomogeneous Sphaeriae. Hooker's Journ. of Bot. Vol. II (1843), p. 205.

Lebert, Cohn, Bail, Fresenius, Ueber Entomophthora (vergl. Seite 175).

Lebert, Ueber einige Krankh. d. Insecten etc. Zeitschr. f. wissens. Zool. IX (1858), p. 439.

Aufzählungen insectenbewohnender Pilze: Bail, Mycol. Studien (N. Act. Natur. Curios.), und Kirchner, in d. Zeitschr. Lotos, 1862, p. 73.

Ueber die gegenwärtige Krankh. der Seidenraupe vergl.:

Frey u. Lebert, in Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich 1856.

De Quatrefages, Mémoires de l'Acad. des Sciences. Tom. XXX (1860).

Leydig, in du-Bois-Reymond's u. Reichert's Archiv, 1863, p. 186.

Hoffmann's mycol. Bericht. Bot. Ztg. 1864, p. 30. u. a.

H. Hoffmann, Pilze im Bienenmagen. Hedwigia I, 117,

Keferstein, Paras. Pilze aus Ascaris mystax. Zeitschr. f. wiss. Zool. XI (1861).

Kölliker, Ueber d. ausgebreitete Vorkommen von pflanzl. Parasiten in d. Hartgebilden niederer Thiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X (1859), p. 215.

Remak, Diagnost. u. Pathogen. Untersuchungen. Berlin 1845, p. 193.

Reubold, Beiträge zur Lehre vom Soor. Virchow's Archiv f. pathol. Anat. etc. VII (1854), p. 76.

A. Vogel, Beitr. z. Lehre vom Soor. Zeitschr. f. ration. Med. 2. Folge. Bd. 8 (1857). p. 317.

Gubler, Mucédinée du Muguet. Mém. de l'Acad. de Médecine. XXII (nach Hoffmann's mycolog. Ber. Bot. Ztg. 1864, p. 37).

Küchenmeister, Die in und an d. Körper d. lebenden Menschen vork. Parasiten. II. Lpzg. 1855.

Virchow, Beitr. z. Lehre von den beim Menschen vork. pflanzl. Parasiten. Virchow's Archiv IX (1856), 557.

Fresenius, Beitr. z. Mycol. p. 81.

Cramer, Ueber Sterigmatocystis. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. 1859 u. 1860.

Köbner, Ueber Sycosis etc. Virch. Arch. Bd. XXII (1861), p. 372.

Köbner, Klinische u. experimentelle Mittheilungen aus d. Dermatologie u. Syphilidologie. Erlangen 1864.

Strube, Exanthemata phyto-parasitica eodemne fungo efficiantur. Diss. inaugur. Berolin. 1863.

J. Lowe, On the identity of Achorion Schönleinii and other veg. parasites with Aspergillus glaucus. Ann. Mag. nat. History 2d. Ser. vol. 20 (1857), p. 152.

W. Tilbury Fox, Skin Diseases of parasitis origin. London 1863.

H. J. Carter, On the so called Fungus-Disease in India etc. Ann. Mag. nat. hist. 1862 (vol. IX), p. 442. Berkeley, über Chionyphe Carteri, Procedings Linn. Soc. 1864 (mir noch nicht näher bekannt).

Hogg, Vegetable Parasites infesting the human Skin. Trans. Micr. Soc. London. Vol. VII (1859), p. 39.

Weitere Litteraturangaben und Details s. in den citirten Schriften, zumal bei Robin, Küchenmeister; und in der Litteratur der Pathol. des Menschen.

Ueber Pilze in Eiern: Mosler, Mycol. Studien am Hühnerei. Virchow's Archiv. Band XXIX (1864). Robin l. c.

2. Assimilation. Ausscheidung.

Von den Besonderheiten, welche der Assimilationsprocess der Pilze, im Vergleich mit dem der grün gefärbten Vegetation darbieten muss, haben wir noch keine nähere Kenntniss.

Was die Ausscheidungen während des Vegetationsprocesses betrifft, so ist, wie längst bekannt, und neuerdings wiederum vielfach bestätigt worden ist (Pasteur, Jodin etc.), mit der Sauerstoffaufnahme aus der Luft Exhalation von Kohlensäure verbunden. Nach A. von Humboldt's Angabe, welche Decandolle und Marcet bestätigten, sollen die Fruchtträger grösserer, sowohl fleischiger als lederartiger Schwämme (im Dunkeln wenig) im Sonnenlichte beträchtliche Mengen von Wasserstoffgas exhaliren. So Agaricus campestris, androsaceus (v. Humboldt, Aphorismen), A. ericeus, deliquescens, physaloides, leucocephalus (Marcet), Xylaria digitata, Bulgaria inquinans (Decandolle, Pflanzenphysiol. p. 460). Der Wasserstoff soll eine beträchtliche Menge — bis 70 Procent des ausgeschiedenen Gasgemisches — ausmachen, von dem nicht angegeben wird, ob es ausser-

dem neben Stickstoff auch Kohlensäure enthielt. Schlossberger und Döpping (vgl. Seite 9) konnten dagegen bei fleischigen Agaricis gar keine Ausscheidung von freiem Wasserstoff finden, jene älteren Angaben sind darum wenigstens noch einmal zu prüfen.

Sehr auffallend ist bei vielen Pilzen die Ausscheidung von Wasser. Von der Exhalation dunstförmigen Wassers ist hier, als von einer allen Landpflanzen zukommenden Erscheinung, nicht die Rede. Viele Pilze scheiden aber, wie zuzumal die neueren Mycologen oft gelegentlich bemerken, Wassertropfen in grosser Quantität aus, sobald sie von einer einigermassen feuchten Atmosphäre umgeben sind. Die Erscheinung findet sich besonders an den jugendlichen, in Ausbildung begriffenen Pilzen und hört auf mit dem Eintritt der Entwickelungshöhe und Reife. Sie zeigt sich sowohl bei freien Pilzfäden (Mucor, Pilobolus u. a.), als bei zusammengesetzten Pilzkörpern (Nyctalis asterophora, Hypochnus, Polypori spec, und vor allem bei den meisten Sclerotien; das Sclerotium von Peziza Sclerotiorum insonderheit ist bis zu seiner Reife meist von grossen Wassertropfen bedeckt). Seltener (Merulius lacrymans P.) tropft von dem reifen Hymenium Wasser ab. Genaue Analysen des ausgeschiedenen Wassers fehlen. Bei Pilobolus zeigen die Tröpfchen saure Reaction (Coemans). An den jungen Sclerotien von Claviceps sind sie von reichlichen Mengen gelösten Zuckers und Gummi?), die übrigens vielleicht anderen Ursprung haben als das Wasser, nämlich diesem nur von dem Conidienlager her beigemengt werden, klebrig und süss schmeckend.

Die Ursache der Ausscheidung von Wassertropfen scheint, nach dem Verhalten von Pilobolus (vergl. Seite 146) wenigstens in manchen Fällen die gleiche zu sein, wie bei den Blättern phanerogamer Pflanzen; ob überall, ist noch zu untersuchen.

Von der Ausscheidung krystallinischen oxalsauren Kalkes ist in dem histiologischen Theile die Rede gewesen. Es ist leicht nachzuweisen, z. B. bei den sclerotienbildenden Pezizen, dass sie während des Wachsthums des Pilzes geschieht und mit oder schon vor seiner völligen Ausbildung aufhört.

III. Wärme- und Lichtentwickelung.

Es ist von vornherein anzunehmen, dass bei dem Oxydationsprocess der Respiration der Pilze Wärme frei wird. Directe Beobachtungen hierüber sind nur wenige vorhanden: Pasteur erwähnt der Wärmeentwickelung bei der Vegetation von Mycoderma aceti; Dutrochet fand bei 5 Schwämmen aus den Gattungen Agaricus, Boletus und Lycoperdon eine Eigenwärme von 0,10° C. bis 0,45° (Boletus aëneus; vgl. Ann. sc. nat., 2e sér. XIII, p. 84).

Bei einer Anzahl von Pilzen hat man beobachtet, dass sie im Dunkeln ein oft helles phosphorescirendes, weisses, bläuliches oder grünliches Licht verbreiten. Es wird dieses theils von sterilen, wahrscheinlich Hymenomyceten angehörenden Mycelien angegeben, theils beobachtete man es bei den Rhizomorphen (Rh. subterranea und subcorticalis), theils bei den Fruchtträgern von mehreren Agarici: A. olearius DC. aus Südeuropa, A. Gardneri Berk. (Brasilien), A. igneus Rumph (Amboina), A. noctilucens Lév. (Manila) und nicht näher bestimmten, von

Drummond gefundenen, neuholländischen Arten. Ausführliche Angaben, in denen auch die ältere Litteratur citirt wird, finden sich bei Nees von Esenbeck, Nöggerath und Bischoff, Die unterird. Rhizomorphen, in N. Act. Ac. L. C. Nat. Cur. Vol. XI u. XII, 2; Schmitz in Linnaea 1843, p. 523. Tulasne, Ann. sc. nat. 3e Sér. IX, p. 338. Ferner: Hooker's Journ. of Bot. 1840, p. 426. 1842, p. 217. Flora, 1847, p. 756. Berkeley, Introd. to Crypt. Bot., p. 265. Th. Fries, Flora 1859, p. 169. und in den pflanzenphysiol. Lehrbüchern.

Die Phosphorescenz findet bei den Rhizomorphen, wo sie von den fünf erstgenannten Autoren studirt wurde, und bei Ag. olearius, wo sie Tulasne und später Fabre (Cpt. rend. T. 41, p. 1245, Poggendorff's Ann. 1856. Flora 1856, p. 220) genau untersuchten, an dem gesunden lebenden Schwamme statt, nicht an dem absterbenden oder abgestorbenen, wie früher behauptet worden war. Dasselbe gilt für die namhaft gemachten exotischen Agarici. Sie erlischt bei A. olearius, wenn derselbe sein Wachsthum vollendet hat, an dem kräftig wachsenden Fruchtkörper kommt sie an allen Theilen, manchmal auch auf Schnitt- und Bruchflächen vor, am intensivsten an den Lamellen. Bei Rhizomorpha leuchten caeteris paribus die schleimig klebrigen Enden junger Triebe, und die weissen Fadenbüschel, welche dem Hervorbrechen letzterer aus den alten Stämmen vorangehen (Seite 23), am intensivsten. Alte Stämme leuchten oft nicht, oft strichweise, manchmal erscheinen die Stellen derselben, an denen später junge Triebe vorbrechen, als leuchtende Puncte, bevor aussen irgend eine andere Spur von Neubildung wahrnehmbar ist (Schmitz). Sowohl bei Rhizomorpha als bei A. olearius geht das Leuchten continuirlich, ohne Intermission vor sich, kann an einem Exemplare mehrere Tage, resp. Wochen lang zu jeder Zeit beobachtet werden, es ist unabhängig von vorheriger Einwirkung des Sonnenlichts. Bei A. olearius findet es bei jeder Temperatur zwischen 8—10° C. und 50° C. statt, unter genanntem Minimum erlischt es, um bei Temperaturerhöhung wieder aufzutreten, bei Erwärmung über 50° wird es für immer vernichtet. Bei Rhizomorpha wurde das Leuchten zwischen 15° und 31° beobachtet, Maximum und Minimum der Temperatur übrigens nicht genauer bestimmt. Schmitz sah Exemplare, welche bei 17°—18° nicht leuchteten, bei einer Erhöhung der Temperatur auf 25° bis 31° wiederum phosphoresciren. Durch Eintrocknen wird die Fähigkeit zu leuchten bei den Pilzen vernichtet; im Uebrigen ist für A. olearius die Feuchtigkeit der Luft ohne Einfluss (Fabre), Grundbedingung ist in beiden Fällen das Vorhandensein von Sauerstoff; im Wasserstoffgas, Kohlensäure u. s. w., im luftleeren Raume erlischt das Leuchten, wenn es gleich bei Rhizomorpha in einer nur wenige Procent O enthaltenden Luft noch fortdauert. In lufthaltigem Wasser dauert es an, in luftfreiem ausgekochtem nicht. Bischoff und Fabre haben nachgewiesen, dass der leuchtende Pilz Sauerstoff absorbirt und Kohlensäure exhalirt: und zwar entwickelt A. olearius, so lange er leuchtet, eine grössere Menge CO_2 als wenn die Periode der Phosphorescenz vorüber oder letztere durch Temperaturerniedrigung sistirt ist. Die Ursache der Erscheinung ist also ohne Zweifel irgend ein langsamer Verbrennungsprocess. Eine Temperaturerhöhung konnte Fabre nicht finden. Bischoff fand bei Rhizomorpha die Menge der ausgeschiedenen CO_2 etwas geringer als der des aufgenommenen O entspricht.

Im Uebrigen ist die Phosphorescenz besagter Pilze ein phénomène capricieux, wie Tulasne sich ausdrückt; sie wird, ohne nachweisbare Ursache,

bei verschiedenen Individuen in ungleichem Grade gefunden oder auch gänzlich vermisst.

Das phosphorescirende, dem der beschriebenen Pilze ähnliche und unter den gleichen Bedingungen eintretende Leuchten, welches an nassem weissfaulem Laub- und Nadelholze vielfach beobachtet wird, gehört nicht zu den physiologischen Processen. Es ist zwar oft schwer zu entscheiden, ob es von lebenden Pilzen herrührt, wie Manche vermutheten (Röper, in Decandolle's Pflznphys. II. 680. Treviranus Physiol.) oder von der Verbrennung des Holzes selbst, denn die modernden Zellen des letzteren werden oft allenthalben von Pilzfäden durchwuchert und können von diesen nicht getrennt werden. Man findet jedoch in solchen Fällen oft, dass die am meisten pilzführenden Stellen am wenigsten leuchten. Hartig beobachtete aber auch an pilzfreien Stücken faulen Pappelholzes eine lebhafte Phosphorescenz (Bot. Ztg. 1855, p. 148), und ich kann seine Angabe nach Untersuchung eines Stückes von leuchtendem Buchenholz, welches auf weite Strecken keine Spur von Pilzen enthielt, bestätigen.

Ebenso scheint das von Naudin und Tulasne (l. c.) beobachtete Leuchten faulen Laubes, das Leuchten fauler Pilze und thierischer Substanzen, über welches die oben genannten Schriften zu vergleichen sind, lediglich eine Erscheinung des Verwesungsprocesses zu sein.

IV. Wirkungen der Pilze auf ihr Substrat.

Mit dem Vegetationsprocesse der Pilze stehen bestimmte und in vielen Fällen specifische Veränderungen der von ihnen bewohnten Körper in so unmittelbarem Zusammenhange, dass sie für das Verständniss jenes Processes wichtig sind und hier nicht übergangen werden können. Die Untersuchungen über die in Betracht kommenden Fragen finden sich grösstentheils in den Schriften, welche in den früheren Abschnitten dieses Capitels angeführt sind. Von denselben ist selbstverständlich hier nur dasjenige mitzutheilen, was speciell botanisches Interesse hat, ohne auf die vielen sich anknüpfenden chemischen oder practischen Fragen einzugehen.

Von den Pilzen, welche todte organische Körper bewohnen, den Saprophyten, gilt zunächst, dass sie in ihrem Substrat Zersetzungs- und Gährungsprocesse verursachen. Den Pilzen schliessen sich in dieser Beziehung Nägeli's Schizomyceten (Bacterien, Vibrionen u. s. f., vgl. Seite 3) an. Organische Körper, und selbst höchst zersetzbare, wie Eiweiss, Blut, Urin, Milch, eiweisshaltige Zuckerlösung zeigen in reinem Sauerstoff, reiner atmosphärischer Luft und bei einer der Zersetzung günstigen Temperatur (25° bis 30°) nur äusserst langsame Oxydation, wenn sie vor dem Zutritt organischer und speciell pilzlicher Keime geschützt sind; sie bleiben unter diesen Bedingungen selbst (1—3) Jahre lang und wohl noch länger »frisch«. (Pasteur, Hoffmann, v. d. Broek in Ann. d. Chem. und Pharm. Bd. CXV, p. 75.)

Fäulniss tritt dann ein, wenn man, unter den genannten Bedingungen, Substanzen zusetzt, die schon zu faulen begonnen haben, selbst wenn diese frei (?) von lebenden Organismen sind (v. d. Broek). Säet man Pilze, Vibrionen u. s. w. in die zersetzbaren Körper, oder gestattet man den Zutritt jener, indem

man letztere der freien Luft aussetzt, so erfolgt mit der Entwickelung der Pilze sofort rasche und lebhafte Zersetzung (vgl. speciell Pasteur, Cpt. rend. Tom. 56, p. 734.) Dass diese letztere eine Wirkung der Vegetation des Pilzes ist, folgt schon daraus, dass der Pilz aus seinem Substrat bestimmte Elemente oder Stoffe als Nahrung aufnimmt, jenes also zerlegt, und somit jedenfalls den Anstoss zu einer Umsetzung gibt. Der Zersetzungsprocess selbst ist, bei dem nämlichen Substrat, ein verschiedener, je nach dem darauf oder darin vegetirenden Organismus; viele und vielleicht alle Species erregen eine ganz specifische Umsetzung. Die Vorgänge bei der letzteren bedürfen zumeist noch genauerer Untersuchung; doch haben wir, zumal durch Pasteur, bereits eine Reihe vortrefflicher Anhaltspunkte erhalten.

Unter der Einwirkung der Schimmelpilze und wohl der meisten Saprophyten überhaupt tritt an den organischen Körpern beim Luftzutritt Verwesung ein, lebhafte Oxydation, deren Producte Wasser, Kohlensäure, (Ammoniak) und einfachere organische Verbindungen als die ursprünglich vorhandenen sind. Der grösste Theil des vom Pilze occupirten Körpers zerfällt auf diese Weise, während nur eine relativ kleine Menge seiner Substanz von dem Pilze als Nahrung aufgenommen wird. Jodin hat, leider ohne die jeweiligen Schimmelpilze anzugeben, für eine Anzahl Lösungen stickstofffreier organischer Körper (denen die zur Ernährung der Pilze nöthigen Aschenbestandtheile u. s. w. zugesetzt sein müssen), die Menge des Sauerstoffs bestimmt, welcher bei der Oxydation einer bestimmten Quantität des angewendeten Körpers absorbirt wird, sowie die Menge der dabei entstehenden CO_2 und Schimmelpilzsubstanz. 1 Gr. Milchsäure z. B. absorbirte ihm Gr. 0,32 O, unter Production von Gr. 0,55 CO_2 und Gr. 0,08 Pilzsubstanz; Gr. 1 Zucker: Gr. 0,49 O, Gr. 0,71 CO_2, Gr. 0,14 Pilzsubstanz u. s. w. (Cpt. rend. Tom. 58, p. 917.)

Für die in Beziehung auf ihren Vegetationsprocess den Schimmelpilzen an die Seite zu stellenden Mycodermen, Pilzformen, welche, den Hefepilzen ähnlich, aus torulösen, ästigen Reihen kurzer oder gestreckt-cylindrischer Zellen bestehen, und auf der Oberfläche von Wein, Bier etc. (Mycoderma vini, Cerevisiae Persoon, Desmazières) vegetiren, und auf der Essigmischung als Essigmutter, M. aceti; für diese hat Pasteur die Art, wie sie die Oxydation ihres Substrats bewirken, genauer nachgewiesen. Cultivirt man M. aceti auf der Oberfläche einer zu seiner Ernährung geeigneten alkoholhaltigen Flüssigkeit, so wird, unter Vermehrung der Mycoderma-Menge, der Alkohol zu Essigsäure oxydirt. Jede sogenannte Essiggährung, wie sie bei der Fabrication im Grossen auftritt, wird nach Pasteur von der Vegetation des Mycoderma begleitet, resp. verursacht und durch rationelle Cultur des letzteren kann die Fabrication verbessert werden. Experimentirt man mit limitirten, genau bestimmten Luftmengen, so lässt sich nachweisen, dass der Pilz Sauerstoff aus der Luft aufnimmt und an den Alkohol abgibt. Ist die Vegetation einmal in Gang gebracht, so oxydirt die Essigmutter fortwährend neue Mengen Alkohol zu Essigsäure. Vegetirt M. aceti auf Essig, so oxydirt es die Essigsäure zu Kohlensäure und Wasser; die gleichen Verbrennungsproducte liefert die Vegetation von M. vini, sowohl auf Essig wie verdünntem Alkohol, nur bei besonderem Verfahren gelingt es durch letzteres schwache Essigbildung zu erhalten. Die genannten Wirkungen treten nur ein, so lange Mycoderma auf der Oberfläche der Flüssigkeit vegetirt, also mit dem

Sauerstoff der Luft in Berührung ist. Versenkt man die Haut, welche Myc. auf der Oberfläche der Flüssigkeit bildet, auf den Boden des Gefässes, so steht die Oxydation still, bis eine neue Haut entstanden ist (Cpt. rend. Tom. 54, p. 265, T. 55, p. 28). Nach Blondeau ist die oxydirende Wirkung des M. aceti eine rein physicalische Erscheinung; sie findet nur statt, so lange das M. eine Membran bildet und eine beliebige Membran aus Cellulose u. s. w. thut dieselbe Wirkung (Cpt. rend. T. 57, p. 953). Diese Angabe bedarf noch der Bestätigung. Mag sie nun aber richtig sein, oder die oxydirende Wirkung des Mycoderma in einem physiologischen Processe ihren Grund haben, so geht aus dem Mitgetheilten hervor, dass die auf der Oberfläche todter organischer Körper vegetirenden Pilze die Zersetzung letzterer auf zweierlei Weise bewirken: Einmal, indem sie ihre Nahrung und besonders ihren Kohlenstoff aus denselben beziehen, zweitens, indem sie den atmosphärischen Sauerstoff, der ohne Vermittelung der Pilze nur höchst langsam verändernd einwirkt, in einem (noch näher zu bestimmenden) Zustande auf dieselben übertragen, in welchem er sofort Verbrennung der organischen Substanz bewirkt.

Gleich der einfachen Oxydation zu Essigsäure, Kohlensäure und Wasser u. s. f. werden jedenfalls die meisten Gährungsprocesse organischer Körper durch die Vegetation von Pilzen und anderen niederen Organismen erregt.

Die Alkoholgährung von Zuckerlösungen wurde schon durch Cagniard de Latour und Schwann für eine Wirkung der Vegetation der Hefe-Hormiscien erklärt, eine Ansicht, welche sich in der Folge bei den Chemikern geringer Gunst zu erfreuen hatte (vgl. Traube, Theorie der Fermentwirkungen. 1858. Schlossberger, Org. Chem. 5. Aufl., pag. 96), neuerdings aber durch Hoffmann Bot. Ztg. 1860) und besonders durch Pasteur's treffliche Arbeiten wieder zu Ehren gebracht wurde. Die lange vorherrschende Meinung, nach welcher die Hefe ein in Zersetzung begriffener Körper ist, der die Gährung dadurch erregt, dass er die molecularen Bewegungen seiner Zersetzung den Zuckermolecülen in der Lösung mittheilt, ist unrichtig. Wenn es auch vielleicht einzelne andere Körper geben sollte, welche als Alkoholfermente wirken können, so ist doch zu der Erregung der gewöhnlichen Alkoholgährung die Einwirkung lebender Hefezellen nothwendig; die Flüssigkeit gährt nicht, wenn letztere ausgeschlossen oder getödtet sind und, die Gährung geschieht unter lebhafter Sprossung und Vermehrung der Hefezellen. Damit eine normale Gährung erfolge, muss die Flüssigkeit neben dem Zucker die zur Vegetation der Hefepilze nöthigen mineralischen und stickstoffhaltigen Substanzen enthalten, letztere in organischen oder anorganischen Verbindungen (Ammoniaksalzen). Die spontan gährenden Fruchtsäfte enthalten diese Stoffe von Haus aus; in nicht spontan gährende Lösungen werden jene Substanzen mit der Hefe gebracht, die man ihnen zum Behuf der Gährung zusetzt; denn die Hefe, wie sie bei der Gährung im Grossen gewonnen wird, besteht theils aus entwickelungsfähigen Hefezellen, theils aus löslichen organischen und mineralischen Stoffen, welche von abgestorbenen alten Hefezellen herstammen. Die Vermehrung der Hefemenge während der Gährung lässt sich in allen Fällen mit der Waage nachweisen; am evidentesten ist sie bei solchen Versuchen, wo einer geeigneten gährungsfähigen Flüssigkeit (z. B. Gr. 10 Rohrzucker, Gr 0,1 weinsaures Ammoniak, Asche von Gr. 1 Hefe auf Gr. 100 Wasser) ein Minimum frischer Hefe zugesetzt wird. Nach 24—36 Stunden beginnt die Gährung

und schreitet fort unter Trübung der Flüssigkeit durch sprossende Hefezellen und allmählicher Bildung eines aus solchen bestehenden relativ massigen Bodensatzes. Experimentirt man mit minimalen Quantitäten von Hefe und Zuckerlösungen, denen die stickstoffhaltigen und Mineralsubstanzen in Form anorganischer Verbindungen zugesetzt sind, so lässt sich nachweisen, dass der Zucker das Material ist, aus welchem die Hefe die Menge ihrer Cellulose, ihres Fettes vermehrt; der Zucker und die Ammoniaksalze das Material zur Vermehrung der eiweissartigen Hefebestandtheile. Die Menge der während einer Gährung neugebildeten organischen Hefesubstanz, und zwar der unlöslichen sammt den löslichen eiweissartigen Körpern, beträgt bis 1,2 und 1,5 Procent der angewendeten Zuckermenge. Der Rest des Zuckers zerfällt, wie Pasteur ausführlich gezeigt hat, nicht einfach in Kohlensäure und Alkohol, sondern erleidet einen sehr complicirten Umsetzungsprocess, bei welchem 4—5 Procent der verhandenen Zuckermenge zur Bildung von Glycerin und Bernsteinsäure verwendet werden.

In welcher Weise die vegetirende Hefe diese Umsetzung des Zuckers anregt, sucht Pasteur durch eine geistvolle Hypothese zu erklären (Cpt. rend. Tom. 52, p. 1260). Frische Hefezellen absorbiren, wie schon Traube zeigte, Sauerstoff. Wird Hefe in eine geeignete gährungsfähige Zuckerlösung gebracht, welche in einem flachen Gefässe dem Sauerstoff der Luft eine grosse Berührungsfläche darbietet, so absorbirt sie viel Sauerstoff, vermehrt sich auffallend stark, erregt aber nur schwache Gährung. Umgekehrt tritt in der nämlichen Zuckerlösung, wenn sie von der Luft abgesperrt und durch Auskochen luftfrei gemacht ist, eine vielleicht hundertmal geringere Vermehrung der Hefe, aber eine höchst energische Fermentwirkung ein; 1 Gewichtstheil Hefe zersetzt 60—100 Zucker, während er bei freiem Luftzutritt 6—8 Theile zersetzt, und vielleicht für Alkoholgährung ganz unwirksam gemacht werden kann. Pasteur gründet hierauf die Ansicht, dass die vegetirenden Hefezellen gleich den Schimmelpilzen stets Sauerstoff anziehen und aufnehmen. Finden sie ihn frei, so absorbiren sie ihn begierig unter üppiger Vermehrung; wird ihnen kein freier Sauerstoff geboten, so entziehen sie denselben seinen Verbindungen, speciell der Zuckerlösung, und dieses gibt den Anstoss zur weiteren Umsetzung des Zuckers.

Der Alkoholgährung durchaus ähnlich werden, wie Pasteur gezeigt hat, andere Gährungsprocesse durch die Vegetation von Organismen — mögen dieselben nun den Pilzen oder den Vibrionen, Schizomyceten u. s. w. zuzurechnen sein — erregt. Jede dieser Gährungen hat ihren specifischen Fermentorganismus, dieser seine specifischen Vegetationsbedingungen. Auf die einzelnen Fälle kann hier nicht ausführlicher eingegangen werden; man vergleiche Pasteur, über die Milchsäuregährung, Ann. de Chim. et de Phys. 3e Sér. Tom. 52, p. 404; über die Buttersäuregährung, Cpt. rend. Tom. 52, p. 344; Schleimgährung, ibid.; Gährung der Weinsäure, Cpt. rend. Tom. 46, p. 615, und Tom. 56, p. 461. Ueber die meisten dieser Arbeiten habe ich berichtet in Flora 1863. Hieran schliessen sich Pasteur's Untersuchungen über das Verderben des Weins, welche sechs verschiedene Formen der Verderbniss durch die Thätigkeit von Fermentorganismen erklären (Cpt. rend. Tom. 58, p. 142; eine Arbeit von Balard über denselben Gegenstand, ibid. Tom. 53, p. 1226); die Gährung des Harnstoffs (Pasteur Cpt. rend. T. 58, 142). Eine ganze Reihe kleinerer

Mittheilungen über Ferment- und Schimmelwirkungen finden sich seit 1860 in den Comptes rendus.

Die zersetzende Wirkung der Pilzvegetation erklärt auch das Eindringen der Pilzfäden und Keimschläuche in feste, der optisch nachweisbaren Poren entbehrende Körper, wie Zellenmembranen, Eischalen u. s. f., oder deutet wenigstens den Weg an zu einer vollständigen Erklärung. Zunächst ist hier das Eindringen der Pilzfäden gemeint, welche todte oder absterbende Körper befallen. Vor allen die zum Theil schon von Hartig, Unger (Bot. Zeitung 1847) und neuerdings ausführlich von Schacht (Pringsheim's Jahrb. III, 442) und Wiesner (Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 49) beschriebene Erscheinung, dass Pilzfäden in dicke verholzte Zellenmembranen dringen, nicht nur um quer durch dieselben in die Lumina zu gelangen, sondern in der Membran selbst, der Richtung ihrer spiraligen Streifung folgend, sich Wege bahnend, und eigenthümlich gestaltete Gänge, Spalten in dieselbe gleichsam einbohrend, die eine Zeitlang für Structureigenthümlichkeiten der lebenden Membran gehalten worden waren. Ferner die von Schacht (Lehrb. der Anat. I, 160. Monatsber. d. Berl. Acad. 1854) zuerst beschriebene Erscheinung, dass Schimmelfäden (Fusisporium Solani, »Oidium violaceum«) in die Amylonkörner der faulenden Kartoffeln eindringen, Gänge in dieselben einbohren und von diesen aus die Körner mehr und mehr zerstören. Auch das von Kölliker (l. c.) beschriebene verbreitete Vorkommen von Pilzfäden und -Gängen in den Hartgebilden niederer Thiere dürfte vielleicht eher hier als bei den eigentlichen Parasiten zu erwähnen sein.

In wieweit das Eindringen der Keimschläuche von Schmarotzerpilzen ins Innere lebender Zellen auch hierher gehört, mag noch dahingestellt bleiben. Es ist, den beobachteten Erscheinungen nach, möglich, dass sich der Keimschlauch durch die Membran einen Weg bahnt, indem er deren Substanz in der Richtung seines Wachsthums auflöst. Es könnte aber hier auch lediglich ein Eindrängen, ein Zurseiteschieben der Molecüle stattfinden, und hierfür spricht besonders der Umstand, dass die von dem eingedrungenen Schlauche erzeugte enge Oeffnung in der Membran nach vollendetem Eindringen wiederum unkenntlich wird, also geschlossen zu werden scheint — was freilich auch durch eine Regeneration der verlorenen Substanz geschehen könnte.

Für die auf lebende Organismen angewiesenen Schmarotzerpilze geht schon aus dem oben über ihre Vegetationsbedingungen Gesagten hervor, dass sie in den Organen ihres Wirthes, von deren Substanz sie sich ernähren, Störungen der normalen Entwickelung und Function, Krankheit und selbst Tod bewirken müssen. Auch in dieser Beziehung sind die pflanzenbewohnenden Parasiten genauer untersucht, als die thierbewohnenden.

Von jenen ist zunächst bekannt, dass sie an phanerogamen Pflanzen eine Menge von Degenerationen und Krankheiten verschiedenen Grades erzeugen, indem ihre Keime unter günstigen äusseren Bedingungen in den Wirth eindringen und sich in seinem Innern, meist intercellular weiter entwickeln, oder indem sie auf der Oberfläche des Wirthes keimen und wachsen. Eine Menge seit lange bekannter Pflanzenkrankheiten sind solche Producte parasitischer meist endophytischer Pilze, und die characteristischen Symptome derselben häufig nichts weiter als die an bestimmten Orten oder der ganzen Pflanze auftretenden Fortpflanzungsorgane des Schmarotzers. In den Organen und Geweben des Wirthes selbst er-

zeugt der letztere Veränderungen der mannigfaltigsten Art und zwar jede Species specifische Erkrankung. Zuvörderst locale Veränderungen. Häufig beginnen diese mit einer Hypertrophie des befallenen Theiles, abnorm lebhafter Zellvermehrung, in Folge deren ein ganzes Organ monströs gross und dabei oft abnorm gestaltet wird, wie z. B. oft die von Cystopus bewohnten Cruciferenblüthen, die von Exoascus befallenen Früchte der Prunusarten (die Narren, Taschen) u. a. m.; oder einzelne Stellen der Organe Anschwellungen, Auswüchse, Beulen erhalten, wie z. B. die geschwollenen und verkrümmten Cruciferenstengel, die von Cyst. candidus, Prunuszweige, Pfirsichblätter, die von Exoascus bewohnt werden; die Birnbaumblätter an den von Roestelia, die Juniperuszweige an den von Podisoma bewohnten Stellen, die Stengel von Zea Mais an den oft über Faustgrösse aufschwellenden Orten, wo sich Ustilago Maidis zur Fructification anschickt u. s. w. Die hypertrophirten Theile und Excrescenzen bestehen hauptsächlich aus vermehrten, in ihrer Gestalt, Grösse, Structur von den normalen mehr oder minder verschiedenen, von assimilirten Substanzen oft überreich erfüllten Parenchymzellen, zwischen denen das Mycelium des Parasiten verbreitet ist. Hier schliesst sich die enorme Vergrösserung einzelner Epidermiszellen von Taraxacum, Succisa, Anemone an, in deren Innerem Synchytrium und andere Chytridieen sich entwickeln.

In einer zweiten Reihe von Fällen erhält der vom Parasit befallene Pflanzentheil, ohne gerade hypertrophisch zu sein, eine durchaus veränderte Form, wie wenn er einer ganz andern Species, als seiner Nährpflanze angehörte. So die bekannten, meist steril bleibenden Triebe von Euphorbia Cyparissias, E. amygdaloides und anderen Arten, welche den Uromyces scutellatus (Aecidium Euphorbiae Auct.) und Endophyllum Euphorbiae bergen, die Puccinia tragenden Blätter von Anemone nemorosa, und vor allen die unter dem Namen Hexenbesen [1]) bekannten, von dem Aecidium elatinum bewohnten Zweige der Weisstanne (Abies pectinata Lam.), welche sich von den horizontalen Aesten des Baumes senkrecht erheben, wie kleine, ihnen aufgepflanzte Bäumchen mit allseitswendigen Aestchen und ebenfalls allseitswendigen gelbgrünen, alljährlich abfallenden Blättern. Die hypertrophirten und umgestalteten Theile sterben früher ab, als die gesunden gleichnamigen derselben Species; solche von ein- und zweijähriger Dauer sobald der Pilz auf oder in ihnen seine Fortpflanzungsorgane gereift hat. Typisch mehrjährige können mit dem alljährlich fruchtbildenden Pilze mehrere Jahre dauern, wie z. B. manchmal die Endophyllum bergenden Rosetten von Sempervivum, und die Hexenbesen, deren ich bis 16jährige beobachtet habe.

Eine dritte Reihe endophyter Parasiten zerstört und verdrängt nur mehr oder minder vollständig die Gewebselemente an den Stellen des Wirthes, wo sie vegetiren oder fructificiren. Mit der Reife des Pilzes ist in jenen Theilen das normale Gewebe, wahrscheinlich in Folge einer Resorption durch den Schmarotzer, bis auf kleine Reste geschwunden, der reife Pilz gleichsam an seine Stelle getreten; oder der Pilz zwischen die der Form nach noch vorhandenen, aber auseinander gedrängten Gewebeelemente des Wirthes eingeschoben, seinerseits

1) Die dichtbuschig verzweigten Aeste von Kirschbäumen, Birken, Rothtannen, welche gleichfalls Hexenbesen genannt werden, sind, soweit ich sie kenne, nicht Producte von Schmarotzerpilzen. Ihre Entstehungsursache ist unbekannt, bei Betula, wie es scheint, eine Milbe.

eine Anschwellung bildend. Die Ustilagineen, zumal die Fruchtknoten- und Antherenbewohnenden, liefern für den ersteren Fall die zahlreichsten und bekanntesten Beispiele. Auch Claviceps schliesst sich hier an. Bei den blüthenbewohnenden Formen ist natürlich Unfruchtbarkeit die Folge dieser Parasitenentwickelung; doch kann, wenn nur die Antheren zerstört sind, durch Befruchtung mit dem Pollen gesunder Blüthen normale Frucht gebildet werden, wie z. B. nicht selten bei Knautia arvensis mit Ustilago flosculorum Tul. Für den zweiten Fall sind unter den Uredineen, und besonders den parasitischen Ascomyceten (Rhytisma, Polystigma u. s. w.) zahlreiche Beispiele zu finden.

In vielen Fällen endlich besteht die locale Wirkung der Parasitenvegetation in einem einfachen — rapiden oder allmählichen — Absterben der vom Mycelium bewohnten Stellen, ohne dass vorher Hypertrophie, Schwund oder Verschiebung der normalen Gewebeelemente in erheblichem Grade vorhanden war. Von Endophyten gehören z. B. viele einjährige Uredineen und Peronosporeen hierher. An den Theilen des Wirthes, wo sie sich angesiedelt haben, scheint das Gewebe zuerst langsam ausgesogen zu werden, an den grünen Organen verschwindet das Chlorophyll mehr und mehr, so dass eine bleiche Färbung den Parasiten verräth, welche sich mit dem Mycelium des letzteren in centrifugaler Richtung verbreitet. Nachdem der Pilz seine Fortpflanzungsorgane gebildet hat, stirbt das befallene Gewebe ab, meist unter Bräunung seiner Zellen und sofortiger Ansiedlung saprophyter Pilzformen.

An den von P. infestans befallenen Blättern der Kartoffelpflanze sterben die vom Pilzmycelium durchwucherten Theile unter intensiver Bräunung ab, sobald die Conidienbildung auf ihnen stattgefunden hat; vorher ist meist keine erhebliche Veränderung an der befallenen Stelle zu bemerken. Der Pilz erzeugt daher auf den Blättern die bekannten, für die »Kartoffelkrankheit« characteristischen, centrifugal wachsenden braunen Flecke. Wo der Pilz in die Knollen des Solanum tuberosum eingedrungen ist, tritt an den von seinem Mycelium berührten Gewebetheilen ebenfalls sofort, und ohne dass der Pilz Sporen bildet, Bräunung und Schrumpfung ein, die sich mit dem Mycelium über das oberflächliche, unter der Schale gelegene Gewebe verbreitet. Später folgt dann das Erscheinen von Saprophyten (Fusisporium Solani Mart., Spicaria Solani Harting und anderen Schimmelpilzen) auf der Oberfläche der verdorbenen Knollen, und Fäulniss des inneren, nicht von dem Parasiten gebräunten Gewebes: Erscheinungen, welche nur secundäre und keineswegs in allen Fällen ausnahmslos eintretende Folgen der Parasitenentwickelung sind, wenn sie auch, des öconomischen Schadens wegen, die grösste practische Bedeutung haben.

Es ist einleuchtend, dass die locale Affection auf den Gesundheitszustand des ganzen befallenen Pflanzenstockes Einfluss haben muss, insofern diesem ein grösserer oder geringerer Theil seiner assimilirten organischen Substanz, seiner Mineralstoffe und seines Wassergehalts durch den Parasiten direct oder durch die in Folge der Parasitenvegetation hypertrophirten Theile entzogen wird; insofern ferner da, wo der Parasit sich ansiedelt, die Tagesrespiration grüner Theile gestört, und da wo er, wie so häufig geschieht, zum Behufe seiner Fruchtbildung die Oberhaut zerreisst oder durchbohrt, die Transpiration alterirt, und zwar wohl in der Regel über das normale Maass erhöht werden muss. Daher sind Ernährungsstörungen verschiedener Art die nothwendige Wirkung, welche die

locale Erkrankung auf das Allgemeinbefinden ausübt. Je nach der Species und je nach der Ueppigkeit, in welcher sich der einzelne Parasit entwickelt, ist der Grad der Allgemeinerkrankung verschieden, vom Unmerklichen bis zur völligen Zerstörung oder Verkümmerung des befallenen Gewächses. Um aus der grossen Menge von Beispielen nur eines herauszugreifen, so sind Puccinia graminis, P. straminis Parasiten von beschränktem Wachsthum; sie gehen nur wenig über die Stelle hinaus, wo sie eingedrungen sind. Findet ihre Vermehrung nur in mässigem Grade statt, so sind sie unschädliche Gäste; bei hochgradiger Vermehrung und Entwickelung können sie dagegen eine totale Verkümmerung und Sterilität der befallenen Pflanzen, bei cultivirten Gräsern, Cerealien eine totale Missernte oder Nichternte verursachen.

Hier schliessen sich auch die Erscheinungen an, welche von den Erysiphe-Arten verursacht werden, den einzigen bis jetzt genau untersuchten Schmarotzerpilzen, welche, soviel man bis jetzt weiss, nur die Oberfläche phanerogamer Pflanzen befallen. Wo das Mycelium des Pilzes vegetirt, erfolgt eine Bräunung und Vertrocknung des befallenen Pflanzentheils, und zwar zunächst nur der Epidermiszellen. Dieselbe geht, wie v. Mohl gezeigt hat, aus von den Puncten, wo sich das Mycelium mit seinen Haustorien (Seite 18) auf der Epidermis befestigt, sie verbreitet sich centrifugal um jeden dieser Ausgangspuncte, und die mit der Anzahl der Haustorien vermehrten gebräunten Stellen fliessen allmählich zu grösseren Flecken zusammen. Bei der Erysiphe der Weintraubenkrankheit (Oidium Tuckeri Berk.) bewirkt diese rein locale Veränderung einen grossartigen Ernteverlust, wenn der Pilz die jungen Beeren befällt, indem die vertrocknete und gebräunte Epidermis dem Wachsthum des Fruchtfleisches nicht folgen kann und daher die ganze Frucht entweder verkümmert oder aufplatzt und dann vertrocknet.

Ein ausführlicheres Eingehen auf die Semiotik und pathologische Anatomie der pflanzlichen Pilzkrankheiten würde hier nicht am Platze sein. Ausführlicheres darüber findet sich in den oben (besonders Seite 226) citirten Schriften, sowie in zahlreichen zerstreuten Mittheilungen Berkeley's im Gardener's Chronicle, die ich nicht sammeln und benutzen konnte. Die angeführten Beispiele beziehen sich, neben einigen besonders namhaft gemachten anderweitigen Einzelfällen, vorzugsweise auf die von Uredineen verursachten Rostkrankheiten der Pflanzen, die Brandkrankheiten (Ustilagineen), den Mehlthau (Erysiphe) und die von Peronosporeen erzeugten Krankheiten, weil diese am genauesten studirt sind. Dass sich alle übrigen ächten Pflanzenparasiten und die dazu gehörenden Krankheiten ähnlich verhalten, lässt sich übrigens nach den vorliegenden Daten mit Bestimmtheit behaupten. Das Gleiche gilt auch von den in Folgendem zu erörternden Sätzen, welche sich zunächst auf meine und Kühn's Untersuchungen an Uredineen, Ustilagineen, Peronosporeen, Claviceps gründen, nach den vorliegenden Thatsachen aber füglich auf alle pflanzenbewohnenden ächten Parasiten bezogen werden können oder müssen.

Die Vegetation der Schmarotzerpilze ist für sich allein die unmittelbare Ursache der Pflanzenkrankheiten, bei denen sie gefunden werden. Aus dem krankhaften Verhalten der von Parasiten befallenen Gewächse hat man vielfach geschlossen, die Erkrankung sei das Primäre, und die Parasiten seien auf der krankhaft veränderten organischen Substanz angesiedelt. Die Unrichtigkeit dieser

Ansicht ist schon oben (Seite 222) hervorgehoben worden; sie stammt aus der Zeit, wo man die Vegetationsbedingungen des Parasiten nicht kannte und mit denen der Saprophyten confundirte. Die eigentliche nächste Ursache der Krankheiten wurde von den Vertretern jener Ansicht theils in äusseren Schädlichkeiten, in ungünstiger Beschaffenheit von Luft und Boden, theils in besonderer Prädisposition der kranken Pflanze gesucht. Wie es sich mit letzterer verhält, ist bereits oben (Seite 222) erörtert worden; eine specifische Prädisposition ist gewiss immer vorhanden, insofern jeder Parasit bestimmte Nährspecies befällt und sich auf der einen oft mehr entwickelt als auf der anderen; ebenso ist wohl anzunehmen, dass von derselben Species verschiedene Varietäten dem Parasiten in verschiedenem Grade zusagen, aber das ist nichts krankhaftes. Die Ansicht, dass die Culturpflanzen eine besondere, durch die Culturmethoden selbst erzeugte Prädisposition für Parasitenkrankheiten besitzen, beruht auf nichts anderem als dem Umstande, dass man die Culturpflanzen mehr beachtet als die wildwachsenden. Letztere werden in der That nicht minder von Schmarotzerpilzen heimgesucht wie jene. Was den Einfluss von Luft- und Bodenbeschaffenheit betrifft, so ist solcher unzweifelhaft in hohem Grade vorhanden, die Versuche zeigen aber, dass seine Bedeutung in nichts anderem, als in der Förderung oder Hemmung der Parasitenentwickelung beruht. Zwischen Parasit und Nährpflanze besteht eine Art Wettkampf und der Ausgang dieses muss von den äusseren Bedingungen insofern abhängig sein, als diese dem Gedeihen beider Theile in verschiedenem Grade zuträglich sein können. Es ist eine ausgemachte Sache, dass die meisten Parasitenkrankheiten, z. B. Rost, Kartoffelkrankheit in nassen Jahrgängen und Lagen am verderblichsten, bei Trockenheit oft unschädlich sind, und einfache Versuche zeigen, dass dies seinen Grund darin hat, dass Feuchtigkeit der umgebenden Medien sowohl die Entwickelung und Fruchtbildung der betreffenden Parasiten, wenn sie einmal eingedrungen sind, als auch die Keimung der Sporen und das Eindringen der Keime, also die Vermehrung des Schmarotzers, in hohem Maasse fördert. Es ist ferner unzweifelhaft, dass die Parasitenkrankheiten um so verderblicher werden, in je früherer Entwickelungsperiode der Nährpflanze sie beginnen, vorausgesetzt, dass die der Parasitenentwickelung günstigen Bedingungen andauern — eine Erscheinung, deren Erklärung aus dem soeben Gesagten von selber folgt. Es ist ferner durch Versuche leicht nachweisbar und im Grossen nicht selten zu beobachten, dass eine selbst hochgradige Parasitenkrankheit sistirt und in gewissem Sinne geheilt werden kann, wenn (z. B. durch Trockenheit der Luft) Bedingungen hergestellt werden, welche die Vermehrung des Parasiten hemmen ohne die Vegetation der Nährpflanze zu beeinträchtigen.

Die pflanzlichen Parasitenkrankheiten sind ansteckende Krankheiten und die Ansteckung erfolgt durch die sich vermehrenden und verbreitenden, und in gesunde Individuen eindringenden Keime. Die Beweise hierfür sind in dem über die Entwickelung und die Vegetation der Schmarotzer Gesagten vollständig enthalten. Erscheinungen, welche das Gegentheil zu beweisen und für die individuelle Prädisposition zu sprechen scheinen, finden in der Biologie der Parasiten ihre Erklärung, zumal in der Thatsache, dass manche Keime nur in bestimmte Organe oder in bestimmten Alterszuständen des Wirthes eindringen (Cystopus auf Lepidium, Capsella; Ustilago, Tilletia u. s. f.), in der Heteröcie (Puccinia — Aecidium), in dem Perenniren vieler Mycelien. Man vergleiche hier-

über die früheren Abschnitte und besonders, da hier jeder einzelne Fall seine speciellen Eigenthümlichkeiten hat, die Monographien.

Die Contagiosität erklärt das epidemische Auftreten vieler Parasitenkrankheiten, welche gesellig wachsende Pflanzen befallen. Je rascher sich eine Pilzspecies entwickelt und je weniger ihre eindringenden Keime zwischen den verschiedenen Organen der Nährspecies eine Wahl treffen, desto rascher wird sich die Epidemie ausbreiten und desto vollständiger wird sie alle Individuen befallen. Daher die rapide Ausbreitung der Peronospora-Kartoffelkrankheit, des Rostes der Gräser, der Weintraubenkrankheit.

Wenn sich solche Epidemien vorzugsweise rasch über Culturgewächse ausbreiten, so erklärt sich dies daraus, dass diese in grosser Zahl dicht bei einander zu stehen pflegen, der Parasit daher leicht von einem Individuum aus alle übrigen erreicht. Es beruht auf einem allerdings leicht erklärlichen Irrthum, wenn man die Culturpflanzen allein epidemischen Pilzkrankheiten ausgesetzt glaubt; gesellig wachsende wilde Pflanzen sind es ganz ebenso, z. B. Asperula odorata der Zerstörung durch Peronospora calotheca, Gräser den Rostpilzkrankheiten, und hundert andere.

Es mag übrigens nicht überflüssig sein, zu bemerken, dass man, je mehr für bestimmte Pflanzenkrankheiten die unmittelbare Krankheitsursache in der Pilzvegetation nachgewiesen ist, um so vorsichtiger sein muss in der Beurtheilung solcher von Pilzen begleiteter Krankheiten, über welche noch keine exacten Versuche vorliegen. Jeder Einzelfall bedarf hier besonderer Prüfung.

Auf die Fragen endlich, welche Stoffe nimmt der Pilz aus der Nährpflanze auf, welches sind die chemischen Umsetzungen, die er in ihren Organen erregt, welches die Kräfte, durch die er bis zu gewissem Grade normale Neubildugen, Hypertrophien u. s. w. in den Geweben seines Wirthes verursacht, hat man zur Zeit keine präcise Antwort. Eine genügende allgemeine Erklärung ergibt sich aber von selbst aus den oben beschriebenen Erscheinungen einerseits und andererseits den genauer erforschten Vegetationsprocessen der Saprophyten und ihren Wirkungen auf das Substrat. Von den Zersetzungserscheinungen, die manche Parasiten, wie z. B. Peronospora infestans und Erysiphe (v. Mohl) an ihrem Wirthe erzeugen, ist nachgewiesen, dass sie an den Berührungspuncten des Myceliums mit den Gewebstheilen des Wirthes beginnen, sich aber von diesen aus über die nicht direct berührten Gewebselemente fortpflanzen können.

Von den thierbewohenden Parasiten darf wohl nach den eben mitgetheilten Thatsachen wenigstens eine Anzahl Species als Erreger ebensovieler specifischer Krankheitsprocesse betrachtet werden; so der Muscardinepilz (Botrytis Bassiana), Entomophthora, und wohl noch viele andere Insectenbewohner. So Achorion, Trichophyton tonsurans, Microsporon, deren specifisch krankheitserregende Wirkung allerdings bestritten ist, für welche mir aber Köbner's Ansichten und Versuche besonderes Vertrauen zu verdienen scheinen. Aus den Versuchen mit dem Muscardinepilz, aus Remak's und Anderer, und zumal Köbner's Versuchen geht hervor, dass die betreffenden Krankheiten contagiös sind, und das Contagium aus den entwickelungsfähigen Sporen und Mycelien der Pilze selbst besteht. Epidemien sind bei der Muscardine beobachtet worden.

In diesen Puncten besteht also zwischen den thierischen und pflanzlichen Schmarotzerpilzkrankheiten eine vollständige Uebereinstimmung. Ob jene gleich

den pflanzlichen auch jedes gesunde Individuum der geeigneten Nährspecies erkranken machen können, oder in der That immer eine krankhafte Prädisposition voraussetzen, bedarf noch genauer Prüfung, zu der in den für die pflanzlichen Parasitenkrankheiten dermalen gefundenen Thatsachen vielleicht Anregung und Anhaltspuncte gegeben sind.

Aus den geschilderten Wirkungen der Pilze auf ihr Substrat ergibt sich ihre hohe Bedeutung für den Gesammthaushalt der Natur. Die Saprophyten sind die Erreger und Beförderer der Zersetzung todter organischer Substanz; diese müsste sich, der alleinigen Einwirkung atmosphärischer Agentien überlassen, massenhaft und zum Nachtheil der lebenden Organismen anhäufen, die Pilze beseitigen diese Anhäufung, sie geben den Anstoss zum Zerfallen der todten organischen Körper in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak, Verbindungen, in denen die Elemente jener von neuem zu dem Kreislauf des organischen Lebens zurückkehren. Die Pilze arbeiten in dieser Richtung gemeinschaftlich mit den zahlreichen niederen Thieren, welche auf faulende Körper angewiesen sind. Jodin's Angaben, nach welchen manche Pilze den bis auf 6 Procent steigenden Stickstoffgehalt ihrer organischen Substanz in Form von Stickgas aus der Atmosphäre absorbiren, würden für diese Pilze eine weitere wichtige Function im Naturhaushalte ergeben, wenn sie sich bestätigten. Bei der Fäulniss der Pilze selbst nämlich wird aus ihren stickstoffhaltigen Verbindungen Ammoniak gebildet; die Pilze würden daher die Menge der durch die chlorophyllführende Vegetation assimilirbaren Stickstoffverbindungen im Boden vermehren, und zwar das indifferente atmosphärische Stickgas hierzu verwerthen.

Für die ächten Parasiten wurde gezeigt, wie sie einerseits die Ernährung und Entwickelung ihrer Wirthe beeinträchtigen oder einen vorzeitigen Tod dieser verursachen, und wie sie andererseits in dem Maasse überhandnehmen, als mit der Vermehrung und Geselligkeit ihrer Wirthe die Zahl ihrer Ansiedelungs- und Angriffspuncte wächst. Vom teleologischen Gesichtspuncte aus sind sie daher gemeinschaftlich mit den auf lebende Organismen angewiesenen Thieren, als Regulatoren für das Ueberhandnehmen der besonders fruchtbaren und geselligen Arten höherer Organismen zu bezeichnen. Beide, die Saprophyten wie die Schmarotzer, sind durch ihre Artenzahl, Fruchtbarkeit und die Leichtigkeit, mit der ihre vielerlei Keime verbreitet werden, geeignet, eine mächtige Wirkung in den bezeichneten Richtungen auszuüben.

II.

Flechten.

Capitel 8.

Der Thallus der Flechten.

Der Körper der Flechten besteht im ausgebildeten Zustande aus einem meist stattlich entwickelten Vegetationsorgane, Thallus, Flechtenlager (Blastema Wallroth), welches Fructificationsorgane — meist in reichlicher Menge — trägt, die denen der Ascomyceten genau entsprechen: Apothecien, d. h. Sporenlager mit Ascis, Spermogonien, und in einzelnen Fällen auch Pycniden.

Von dem Thallus, der hier zuerst besprochen werden soll, unterscheidet man der äusseren Gestalt nach drei, übrigens gar nicht scharf gesonderte Hauptformen: den strauchartigen (Th. fruticulosus, filamentosus, thamnodes) aus schmaler Basis von dem Substrat sich erhebend, einfach oder meist strauchähnlich verästelt; den laubartigen (Th. foliaceus, frondosus, placodes), von der Form eines flachen, blattartigen, meist gelappten und krausen Körpers, über die Oberfläche des Substrats ausgebreitet, diesem aber nur an einer oder an zerstreuten Stellen angewachsen, daher mit geringer Verletzung abtrennbar; und den krustenartigen (Th. crustaceus, lepodes), über das Substrat flach ausgebreitet, und diesem mit der ganzen Unterfläche überall fest aufgewachsen, als eine unverletzt nicht trennbare Kruste. Eigenthümlich verhalten sich die Genera Cladonia und Stereocaulon, bei denen sich von schuppenförmigen oder körnigen, laubartigen Körpern (dem Thallus oder Protothallus der Lichenographen), strauchartige Bildungen (Podetien) erheben.

Der Bau des Flechtenthallus stimmt mit dem der Pilze darin überein, dass derselbe meistens der Hauptmasse nach aus gesetzmässig verbundenen und verflochtenen ästigen Zellreihen mit farblosem Inhalte, Hyphen, Fäden, Fasern, gebildet wird, von denen jede einzelne wie dort ein bis zu gewissem Grade selbständiges Wachsthum besitzt. Wie bei den Pilzen bilden dieselben miteinander entweder ein deutliches Fasergeflecht oder ein Pseudoparenchym, in dem auf Seite 2 bezeichneten Sinne des Wortes. Schon Schleiden (Grundz. II.) und Schacht (Pflanzenzelle) haben dieses angedeutet, Speerschneider und vor allen Schwendener haben es bestimmt nachgewiesen.

Zu den Hyphen kommt in dem Flechtenthallus eine zweite Art von Form-

elementen: runde oder längliche, grün oder blaugrün gefärbte Zellen, von welchen zwar für viele Fälle erwiesen ist, dass sie ursprünglich von den Hyphen erzeugt werden, welche aber später zwischen diesen eine bis zu gewissem Grade selbständige Entwickelung und eigenartige Vermehrung, meist mit Theilung nach drei Raumdimensionen zeigen. Seit Wallroth sind diese Zellen unter dem Namen Gonidien bekannt, einem Ausdrucke, welcher, insofern er wörtlich und der Meinung seines Urhebers entsprechend, Brutzellen, also Fortpflanzungsorgane bedeutet, allerdings unglücklich gewählt ist. Stizenberger (Flora 1861, p. 216) hat daher vorgeschlagen, die erwähnten Zellen Farbzellen, Chromidien, zu nennen und den Ausdruck Gonidien für erwiesene Reproductionszellen der Thallophyten zu reserviren. Er ist nun aber zur Bezeichnung solcher dermalen weder nothwendig noch selbst zweckmässig, denn die Organe der Algen, für welche ihn A. Braun eine Zeitlang passend gebrauchte, sind jetzt Sporen zu nennen und seine frühere Anwendung durch Kützing ist längst aufgegeben. Er fällt somit den Flechtengonidien wieder allein zu und ist so allgemein eingebürgert, dass er zweckmässiger Weise beibehalten wird.

Seit Wallroth unterscheidet man zwei Hauptformen des Baues des Thallus: den heteromeren oder geschichteten und den homöomeren oder ungeschichteten. Jener ist den »ächten Lichenen« (Lichenes Fr., Lichenaceae Nylander, Gnesiolichenes Massalongo) eigen, letzterer den Phycolichenes Massalongo's (Collemaceae Nyl., Byssaceae Fr.). Nach den vorliegenden Untersuchungen unterscheide ich in Folgendem drei Structurtypen: 1) den geschichteten, heteromeren Thallus; 2) den Thallus der Graphideen; 3) den der Gallertflechten und reihe diesen 4) einige keinem dieser Typen angehörende Formen als anomale an. Diese Unterscheidung ist nur ein Nothbehelf; viele Formen, wie die meisten Verrucarieen, der körnig-krustige Thallus der Calycieen, vieler erdbewohnender Lichenen (Biatorae spec. Baeomyces u. s. f.) mussten bei derselben unberücksichtigt bleiben, weil es an brauchbaren Untersuchungen über dieselben noch fehlt. Im Uebrigen gründet sich die folgende Darstellung soweit als möglich auf die gründlichen Untersuchungen Schwendener's, von denen nur das eine zu bedauern ist, dass sie blos soweit sie den laub- und strauchartigen heteromeren Thallus betreffen ausführlich veröffentlicht sind. Für viele Einzelheiten, auf welche hier nicht eingegangen werden kann, sei ein- für allemal auf diese Arbeiten verwiesen.

I. Geschichteter, heteromerer Thallus.

1. Strauch- und laubartige Formen.

a. Bau. Ein Durchschnitt durch den Thallus (Fig. 83, 84) zeigt fast immer zwei Haupt-Gewebelagen: eine relativ dünne (durchschnittlich etwa $^1/_{100}$ bis $^1/_{40}$ Mm. mächtige), meist durchscheinende, dichte peripherische — Rinde, Rindenschicht (Stratum corticale) und ein von dieser umgebenes, meist lockeres, überall mit lufthaltigen Lücken versehenes Fasergeflecht — Mark, Markschicht (Stratum medullare). Die Fasern des Markes setzen sich continuirlich in die Elemente der Rinde fort, beide sind Verzweigungen der nämlichen Hyphen.

An der Grenze von Mark und Rinde liegen in fast allen Fällen die Gonidien. Sie bilden mit einander eine grüne Zone von verschiedener Mächtigkeit, an verschiedenen Puncten verschieden weit in das Mark einspringend, überall von einzelnen zur Rinde laufenden Fasern des letzteren durchsetzt, manchmal stellenweise grössere Unterbrechungen zeigend. Dies die gewöhnlich als dritte Gewebschicht bezeichnete Gonidien-, gonimische, Gonimonschichte (Stratum Gonimon), besser als Gonidienzone zu bezeichnen. Einzelne Gonidien oder Gonidiengruppen finden sich ausserdem oft durch das Mark zerstreut (z. B. Solorina, Placodium), oder (Bryopogon) die ganze Menge der Gonidien ziemlich gleichförmig in dem Marke vertheilt.

Die strauchartigen Lager einer Anzahl Genera, zumal die cylindrischen, sind

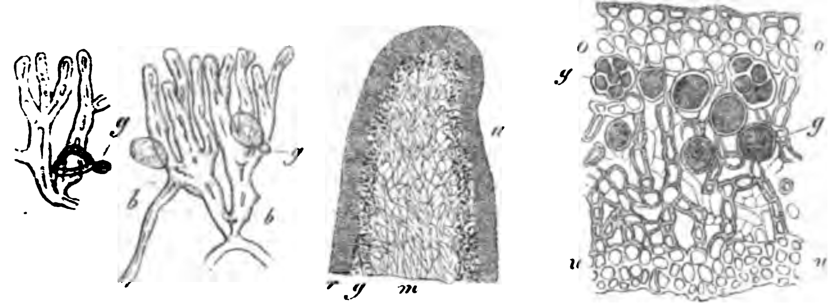


Fig. 83. Fig. 84.

ringsum gleichartig berindet (Usnea, Bryopogon, Roccella, Fig. 83, Sphaerophoron u. A.). Bei vielen strauchartigen mit flachem Thallus (z. B. Everniae, Cetrariae Spec.) und den meisten laubartigen Formen ist die Rinde der dem Lichte zugewendeten oder oberen Fläche von der der unteren Fläche verschieden (Fig. 84) und bei Hagenia, Peltigera, Solorina, und den laubartigen Thallustheilen der Cladonien ist nur die Oberseite bis über den Rand hinaus berindet, die Unterfläche rindenlos.

Wo die bezeichnete Verschiedenheit beider Flächen besteht, ist die Gonidienzone (von den zerstreuten Gonidien abgesehen) nur auf der Lichtseite vorhanden. Selbst bei dem fast cylindrischen und ringsum gleichförmig berindeten Thallus von Sphaerophoron ist sie auf der Lichtseite oft stärker entwickelt als auf der unteren. Die Podetien von Cladonia sind in der Jugend immer, bei manchen Arten zeitlebens unberindet (Cl. rangiferina z. B.), ihre Oberfläche wird von einem lockern, gonidienführenden Fasergeflechte gebildet. Die meisten Species sind von warzenförmigen Rindenschüppchen theilweise bedeckt, einige vollständig berindet (Cl. furcata).

Die Befestigung der in Rede stehenden Thallusformen an das Substrat geschieht durch haar- oder borstenförmige Haftfasern, Rhizinen, oder Wurzelhaare, in dem bei den Pilzen gebrauchten Sinne des Wortes, Organe, welche oft mit

Fig. 83. Roccella fuciformis Ach. *a* radialer Längsschnitt durch die Thallusspitze. *r* Rinde, *g* Gonidienzone (durch die Punctirung angezeigt), *m* Mark. Umriss 90mal vergr. Ausführung nach stärkerer Vergr., daher etwas schematisirt. — *b* Rindenhyphen nach Entfernung der Incrustationen durch Ammoniak, 390fach vergr. *g* Anhaftende Gonidien.

Fig. 84. Physcia parietina Kbr. Durchschnitt durch den jungen Thallus, 500mal vergr.; nach Schwendener copirt. *o* obere, *u* untere Rindenschicht, *g* Gonidien.

dem Namen Hypothallus,[1]) von Schwendener als hypothallinische Anhangsgebilde bezeichnet werden.

Was die feinere Structur der bezeichneten Theile des Thallus anlangt, so besteht das Mark der Regel nach aus ungefähr cylindrischen, schlanken, verästelten Hyphen, Zellreihen, deren Glieder im erwachsenen Zustande durchschnittlich 8 bis 10 bis 50mal länger als breit werden, wobei jedoch kürzere Zellen immer auch vorkommen (s. auch Fig. 84). Beispielsweise beträgt nach Schwendener's Messungen bei Usnea barbata die Dicke der Markfasern durchschnittlich $\frac{1}{250}$ Mm., die Länge ihrer Zellen $\frac{1}{32}$ Mm. bis $\frac{1}{25}$ Mm. bis $\frac{1}{4}$ Mm. Kurze, fast isodiametrische rundliche Glieder, manchmal ein Pseudoparenchym darstellend, finden sich an den Markfasern des (streng genommen krustenförmigen) Thallus von Endopyrenium und Catopyrenium. Die Membran der Fasern ist in der Regel dick, farblos, ohne deutliche Schichtung; bei stärkerer Verdickung lässt sie wenigstens eine mittlere weichere von einer äusseren und inneren dichteren Schicht unterscheiden. Der Inhalt ist an der intacten Zelle blass, schwach körnig.

Je nach dem Einzelfall divergiren die Aeste in spitzen oder stumpfen Winkeln. Hförmige Verbindungen und selbst Schlingen und netzförmige Anastomosen zwischen benachbarten Aesten sind von Schwendener öfters gefunden worden (Usnea, Bryopogon). Die Verbindungsäste wachsen mit ihren Enden an die betreffenden Fäden nur fest an, ohne dass die Zellenwand an der Berührungsstelle durchbrochen wird.

In der Regel ist die ganze Markmasse ein lockeres Geflecht mit lufthaltigen Interstitien, wie oben schon erwähnt wurde. Ihre Hyphen sind dabei im erwachsenen Zustande entweder ganz ordnungslos verflochten (z. B. Sphaerophoron, Roccella) oder zeigen einen auf radialen Durchschnitten erkennbaren, von der Basis resp. Mitte des Thallus centrifugal ausgehenden Faserzug wenigstens vorherrschend, wenngleich immer eine Anzahl von Fasern regellos zwischen die anderen eingeflochten ist. Bei Cladonia und Thamnolia ist die Faserung fast ausschliesslich longitudinal, das Mark bildet einen dünnen, hohlen Cylinder, dessen innere an die Höhlung grenzende Hyphen fast lückenlos verbunden sind.

Usnea verhält sich insofern eigenthümlich, als hier ein solider axiler, aus lückenlos verbundenen longitudinalen Fäden bestehender Markstrang die Mitte des Thallus durchzieht. Seine Hyphen entsenden an der Peripherie zahlreiche Aeste, welche in die Rinde laufen und zwischen dieser und dem axilen Strange ein lockeres lufthaltiges Geflecht bilden (vergl. Fig. 85). Evernia vulpina, E. flavicans zeigen innerhalb des lufthaltigen Markgeflechtes longitudinale interstitienlose Stränge, deren Zahl (1 bis 10 und 12), Form und Gruppirung mit der Höhe wechseln und welche in der Nähe der Basis zu einem dicken, fast den ganzen von der Rinde umschlossenen Raum ausfüllenden Strange verschmelzen. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei Ramalina.

Es bedarf wohl kaum einer besonderen Bemerkung, dass die Spiralgefässe, welche Jones und Archer in braunen Flecken der Evernia prunastri

---

1) Unter diesem Namen werden vielfach ganz heterogene Theile zusammengeworfen. Aus diesem Grunde, und weil ganz überflüssig, ist derselbe zu vermeiden, was schon Schärer gethan hat.

gefunden haben, keine Organe dieser Flechte sind. Sie stammen der Abbildung nach offenbar aus dem Adernetze eines Dicotyledonenblattes und müssen auf gewaltsame Weise von aussen in den Flechtenkörper gelangt sein. (Dublin quart. Journ. of Sc. Nr. XVII, p. 91.)

Die Hyphen und Hyphenzweige, welche die Rindenschicht zusammensetzen, sind, mit Ausnahme von Roccella-Arten, lückenlos mit einander verbunden. Speerschneider's gegentheilige Angaben für Usnea, Imbricaria Acetabulum, Ramalina haben ihren Grund darin, dass er theils nur die Zellenlumina für die Fasern und die festverbundenen Membranen derselben für Interstitien, theils umgekehrt die Zellwände für anastomosirende Fasern und die Lumina für Lücken im Geflechte genommen hat. Die verzweigten Hyphen der Rinde sind entweder deutlich als solche erkennbar, die Lumina ihrer Gliederzellen wenigstens deutlich gestreckt-cylindrisch, wenn auch ihre Länge geringer als die der Markzellen ist (Fig. 83); oder aus kurzen, isodiametrischen, gerundet prismatischen Zellen zusammengesetzt, wodurch die Rinde eine oft sehr regelmässige und zierliche Pseudoparenchymstructur erhält (z. Parmelia, Physcia, Fig. 84, Endocarpon, Sticta, Peltigera). Nur die langgestreckten Rindenfasern von Bryopogon und Hagenia ciliaris zeigen auch im erwachsenen Thallus einen ziemlich genau longitudinalen Verlauf. In allen übrigen Fällen bilden die Fasern entweder ein nach allen Seiten hin unregelmässig verflochtenes Fadengeflecht oder Pseudoparenchym; oder sie sind ziemlich genau senkrecht zur Oberfläche gerichtet, wie z. B. die pseudoparenchymatischen Zellenreihen von Endocarpon, Peltigera und am exquisitesten die büschelig verzweigten Rindenfasern von Roccella, bei denen auch die seitliche Vereinigung eine ziemlich lockere und die Enden frei sind. Zumal bei R. fuciformis lassen sich auf dünnen Schnitten die einzelnen verzweigten Fasern ganz gesondert erkennen und durch Druck leicht isoliren (Fig. 83).

Die Dicke der Membran, die Weite der Lumina und das gegenseitige Verhältniss beider ist je nach Gattungen und Arten höchst mannigfaltig; die Einzelheiten vergleiche man bei Schwendener. Zumal bei langgliederigen Rindenhyphen (Usnea, Bryopogon, Sphaerophoron etc.) sind die Zellwände oft ungemein dick und bei ihrer innigen Verbindung mit einander einer homogenen Masse gleichsehend, in welcher die Lumina als enge Canäle verlaufen. An dünnen Schnitten, zumal nach Einwirkung verdünnter Kali- oder Ammoniaklösung lässt sich jedoch jene homogene Masse als aus einzelnen dicken, undeutlich geschichteten Membranen bestehend, erkennen. Die Structur dieser Corticalschichten hat viele Aehnlichkeit mit der der Sclerotien der Typen *a* und *f* (Seite 33).

Die Differenzen zwischen Rinde der Ober- und Unterseite betreffen die Dicke der Schicht, Grösse, Anordnung der Zellen, Färbung u. s. w. (vgl. z. B. Fig. 84).

Die Rindenoberfläche ist in manchen Fällen (z. B. Oberseite von Hagenia ciliaris, Peltigera malacca, auch P. canina in der Jugend, Unterseite von Sticta, Nephroma) fein filzig behaart durch einzelne hervortretende Hyphenästchen.

Unter den warzenförmigen Prominenzen, welche auf der Oberfläche mancher Lichenen vorkommen, sind die der Peltigera aphthosa, die kleineren von Usnea Verdickungen oder Wucherungen der Rinde; die grösseren bei letztgenannter Gattung, die Warzen und Schüppchen der Evernia furfuracea sind im fertigen Zustande gleichsam Ausstülpungen des Thallus, innerhalb der Rinde

Gonidien und ein lufthaltiges, mit dem übrigen zusammenhängendes Mark umschliessend. Die schwärzlichen verzweigten Wucherungen auf der Oberseite von Sticta fuliginosa und Umbilicaria pustulata bestehen aus einem dichten gonidienführenden Fasergeflechte, umgeben von einer einschichtigen pseudoparenchymatischen braunhäutigen Rinde.

Die borsten- oder dornähnlichen Wimpern bei Gyrophora, Hagenia, Cetraria u. a. sind Prominenzen der Rinde allein, interstitienlos, mit unregelmässigem oder vorherrschend longitudinalem (Hagenia) Faserverlaufe. An diese, speciell an die von Hagenia schliessen sich unmittelbar an die Haftfasern, Rhizinen, welche der Unterfläche des ringsum berindeten laubartigen Thallus entsprossen und diesen befestigen, indem sie sich dem Substrat anlegen oder in dasselbe eindringen (Parmelia, Imbricaria, Physcia u. s. w.). Der Thallus von Peltigera und Solorina ist unterseits rindenlos oder (Solorina) nur unter den Apothecien berindet, dagegen mit einem Netz anastomosirender Adern versehen, welche einfach Vorsprünge des lufthaltigen Markes sind. Von diesen entspringen die zahlreichen, gleichfalls locker verfilzten, lufthaltigen, gegen das Substrat gerichteten Haftfasern (Rhizinae stuppeae).

Die Befestigung des strauchartigen Thallus geschieht bei Hagenia ciliaris durch einzelne, dem Substrat sich anschmiegende, also als Rhizinen fungirende. marginale Wimpern. Andere strauchartige Flechten (wenigstens Usnea, Ramalina, Evernia vulpina, Cladonia) sind befestigt durch dichte, in das Substrat dringende oder eingekeilte (daher die Benennung Nagel, Gomphus Wallr.) Faserbündel, welche aus der unberindeten Basis direct vom Marke entspringen. Aehnlich scheint der Thallus von Sticta (St. pulmonaria) in seiner Mitte befestigt zu sein, was übrigens, gleich der Befestigung der meisten strauchartigen Formen, der Gyrophoren u. s. w., noch genauerer Untersuchung bedarf.

Eigenthümliche Unterbrechungen der Rinde sind der Unterseite des Thallus von Sticta eigen. Sie stellen entweder grössere, flache, wenig scharf umschriebene Flecke dar (z. B. St. pulmonaria) oder circumscripte Grübchen. deren Boden von dem blossgelegten Marke gebildet, deren Rand von der nach aussen gewölbten Rinde umgeben wird. Die Grübchen entstehen nach Schwendener, indem die Rinde durch eine Wucherung des Markes erst warzenförmig nach aussen vorgetrieben wird und dann in der Vortreibung zu wachsen aufhört, während die Flächenvergrösserung des Thallus im Umkreise derselben fortdauert. Bei manchen Arten (St. macrophylla) geht der Unterbrechung der Rinde die Bildung eines Hohlraumes in der Markwucherung voraus. Die Grübchen werden Cyphellen genannt; die ältere Ansicht, nach welcher sie Brutbecherchen (Behälter von Soredien) sein sollen, ist unbegründet, oder höchstens für gewisse Arten (St. aurata) richtig (Schwendener).

Die speciellere Betrachtung der Gonidien, welche hier am Platze wäre, findet zweckmässiger Weise am Schlusse des vom heteromeren Thallus handelnden Abschnittes I. statt.

b. Das Wachsthum des strauch- und laubartigen Thallus gliedert sich in die Grössenzunahme durch Spitzenwachsthum der Hyphen, welche in dem Scheitel des strauchartigen, in dem Rande des laubartigen Thallus endigen (Marginal- resp. Spitzenwachsthum), und die Grössenzunahme der hinter

Rand oder Spitze gelegenen Theile (intercalares Wachsthum); bei letzterem ist wiederum zwischen Dicken- und Flächenwachsthum zu unterscheiden.

Spitzen- und Marginalwachsthum. Bei einigen strauchartigen Formen, nämlich Usnea, Cornicularia tristis Web., Bryopogon, ist das wachsende Thallusende ein Bündel ästiger, paralleler, oben kuppelförmig zusammenneigender, lückenlos vereinigter Hyphen (Fig. 85). Sowohl in der Scheitelzelle als in den oberen Gliederzellen einer jeden dieser finden, wie Messungen ergeben, wiederholte Theilungen durch Querwände statt; jene bedingen das eigentliche Spitzenwachsthum, letztere beginnen das intercalare. Nahe unterhalb der Spitze beginnt die Bildung der Gonidien und hiermit die Differenzirung des homogenen Bündels in Mark oder Rinde.

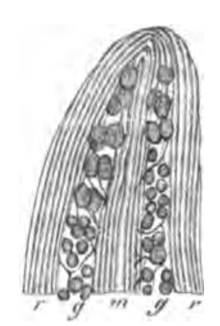
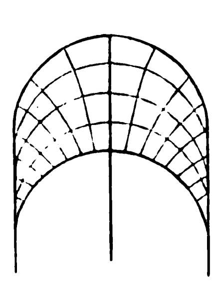


Fig. 85.

Fast alle andern hierher gehörenden Formen zeigen eine von der parallelfaserigen verschiedene Anordnung der in Spitze oder Rand verlaufenden Hyphen. Dieselbe dürfte vielleicht am passendsten als die symmetrisch-divergirende bezeichnet werden. Auf dem radialen Längsschnitt (vgl. Fig. 83, 86) erscheint das Ende etwas halbkreisförmig abgerundet, die Fasern der Mittellinie verlaufen senkrecht in den Scheitel, die übrigen divergiren symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie in nach oben convexen, die Oberfläche nahezu rechtwinkelig treffenden Curven. Die Mittellinie des radialen Längsschnitts entspricht bei dem strauchartigen Thallus der Längsachse, bei dem laubartigen der (zur Oberfläche parallelen) Mittelebene. Die Divergenz von der Mittellinie nimmt nach unten derart zu, dass die Fasern unterhalb der Endabrundung sowohl zur Mittellinie als zur Oberfläche annähernd senkrecht gestellt sind.

Während das Ende des Thallus vorrückt, bleibt der Verlauf seiner Fasern immer der gleiche. Nimmt man an, dass das Vorrücken zunächst durch Spitzenwachsthum der divergirenden Hyphen geschieht und dass die Krümmung des Endes dabei unverändert bleibt, z. B. halbkreisförmig, so beschreibt jede Hyphe während ihres Wachsthums eine Curve, welche den vorrückenden Halbkreis in allen Lagen, oder das ganze System von Halbkreisen, die den Durchschnitt des vorrückenden Endes umschreiben, rechtwinkelig schneidet. Eine solche Curve heisst eine orthogonale Trajectorie, Schwendener nennt daher den in Rede stehenden Typus der Thallusenden den orthogonal-trajectorischen.


Fig. 86.

Bei dem beschriebenen Verlaufe müssten sich die Hyphen des Endes, wenn sie einfach in die Länge wüchsen, von einander entfernen, und zwar, wie ein Blick auf die Figur 86 zeigt, um so mehr, je näher sie der Mittellinie liegen. Die

Fig. 85. Usnea barbata. Längsschnitt durch die Mitte der Thallusspitze, nach Einwirkung von Kali, 515 mal vergr., nach Schwendener. *r* Rinde, *m* axiler Markstrang, *g* Gonidienzone und lockeres peripherisches Markgeflecht.

Verbindung der Hyphen in dem wachsenden Ende ist aber immer lückenlos; es muss daher eine stete Einschiebung neuer Aeste stattfinden. Nicht nur durch ihre lückenlose Verbindung, sondern auch durch ihre Gestalt, Structur und Farbe gleichen die Hyphenendigungen, von denen die Rede ist, vollkommen jungen Rindenfasern. Auf radialen Längsschnitten durch die Spitze erscheint der Thallus ringsum berindet, die Rinde im Scheitel nur zartzelliger als unterhalb derselben — im Gegensatze zu dem ersten, parallelfaserigen Typus, wo, wenigstens bei Usnea und Cornicularia, die Structur des Scheitels von der der älteren Theile ganz verschieden ist. Es erwächst hieraus eine nicht zu beseitigende Schwierigkeit für die Bestimmung, wieviel von der Vorschiebung des Thallusrandes auf Rechnung des Spitzenwachsthums der marginalen Hyphenenden kommt, oder eines andern Factors, nämlich des Flächenwachsthums der innerhalb und unterhalb des Scheitels gelegenen Rinde durch Einschiebung neuer Hyphenverästelungen. Dass letztere überhaupt stattfindet, wurde schon oben gesagt. — Dicht hinter oder selbst unmittelbar unter dem Scheitel beginnt auch hier die Bildung der Gonidien.

Der in Rede stehende Bau und Wachsthumsvorgang des Thallusendes kommt den strauchartigen Flechten, mit Ausnahme der drei genannten Genera, und den meisten laubartigen zu, manchen fast genau nach dem Schema, z. B. Roccella. Thamnolia, auch Lichina, Placodium cartilagineum (Schwendener l. c.); anderen mit Modificationen, welche durch die von der Halbkreisform mehr abweichende Gestalt des Enddurchschnitts und durch Schlängelung und Verflechtung der Hyphen bedingt sind.

An den symmetrisch-divergirenden oder orthogonal trajectorischen Structur- und Wachsthumstypus schliesst sich ein dritter an, den man den unsymmetrisch-divergirenden nennen kann, und der einer Anzahl laubartiger Formen zukommt. Entweder fällt bei demselben die Linie, von welcher auf dem radialen Durchschnitt die Fasern nach oben und unten ausbiegen, nicht in, sondern unter die Mittelebene (z. B. Placodium diffractum, Schwendener) oder die Fasern laufen an der Unterseite der Fläche parallel, und nur auf der Oberseite in Bogenlinien, welche der Oberfläche annähernd rechtwinkelig treffen; so bei Parmelia Körber und Peltigera. Die Vorschiebung des Randes geschieht in den letzteren Fällen vorzugsweise durch Einschiebung von senkrecht gegen die Oberseite gerichteten Verästelungen.

Zwischen den drei bezeichneten Typen (in deren Bezeichnung ich der Gleichmässigkeit wegen von Schwendener etwas abgewichen bin) kommen übrigens intermediäre Formen vor, »von denen man kaum weiss, ob sie dem einen oder dem anderen näher stehen.« Unter den laubartigen zeigen z. B. (nach Schw.) annähernd parallelfaserige Randstructur Parmelia aquila, speciosa, chrysophthalma.

Intercalares Wachsthum. In der hinter dem Rande oder Scheitel gelegenen Region dauert das Wachsthum eine Zeit lang an, und in diesem intercalaren Wachsen beruht die Vergrösserung des Thallus zum beträchtlichsten Theile. Zunächst die intercalare Flächenausdehnung. Sie übertrifft die durch marginale Apposition geschehende stets um ein vielfaches, ist in der Nähe des Randes am stärksten und sinkt in einer je nach der Art grösseren oder kleineren Entfernung von diesem auf Null herab. Je nachdem sie in radialer und

tangentialer Richtung gleichmässig oder ungleichmässig stattfindet, ist der laubartige Thallus glatt oder gerunzelt, seine Lappen seitlich übereinander greifend oder spreizend. Eine genaue Messung der intercalaren Flächenausdehnung ist nicht immer möglich, sicher aber da, wo auf der Oberfläche bestimmte feste Puncte unmittelbar hinter dem Rande markirt sind, deren mit der Entfernung vom Rande wachsende Distanz von einander gemessen werden kann: wie in dem Rande der Cyphellen von Sticta, den Runzeln von Umbilicaria pustulata und Sticta pulmonaria, den Maschen des Adernetzes auf der Unterfläche von Peltigera.

Zweitens die Dickenzunahme. Unmittelbar hinter der Spitze, resp. dem Rande, beginnt sowohl Flächen- als Dickenwachsthum der Rinde. Bei ringsum berindetem Thallus muss schon ersteres für sich allein eine Vermehrung der Dicke zur Folge haben, wenn es, wie meistens der Fall ist, lebhafter fortschreitet, als das eigentliche Spitzenwachsthum. Die Verästelung und Verdickung der axilen (oder, bei einseitiger Berindung, unteren) Hyphen bleibt hinter der Vergrösserung des Rindenumfangs zurück, daher die Differenzirung des lockeren lufthaltigen Markgeflechtes von der dicht bleibenden Rinde. Es bedarf keiner ausführlichen Erwähnung, dass der weite axile Hohlraum bei Cladonia und Thamnolia dadurch zu Stande kommen muss, dass sich das ganze Gewebe überwiegend in der Richtung der Oberfläche vergrössert. Auch wo Rinde und Mark bereits differenzirt sind, dauert die Dickenzunahme des Thallus vielfach noch fort, je nach den Arten verschieden lange, bei den meisten laubartigen Formen hört sie dicht hinter dem Rande ganz oder nahezu auf.

Alles intercalare Wachsthum beruht theils allein auf Ausdehnung vorhandener Zellen und Verdickung ihrer Membranen, theils auf Zelltheilung, Neubildung und Einschiebung von Verästelungen. Erhebliche Vergrösserung der Zellen, sowohl des Marks als der Rinde ist z. B. in der hinter dem Rande gelegenen Zone des Thallus von Peltigera (P. canina, aphthosa) zu beobachten. Die Zellen der Markhyphen von Usnea, der inneren Rinde von Bryopogon, nehmen nach Schwendener mit Entfernung von der Spitze beträchtlich an Länge zu. In anderen Fällen ist mit der Streckung Theilung durch Querwände verbunden, z. B. bei den äusseren Rindenzellen von Bryopogon, welche den innern ursprünglich gleich lang sind und während der Streckung dieser immer kurz bleiben. Der wichtigste Factor beim intercalaren Wachsthum ist jedenfalls die Einschiebung neu entstehender Verästelungen. Dieselbe findet, wie vielfach leicht nachweisbar ist, sowohl in dem lockeren Marke, als auch in dem interstitienlosen Gewebe der soliden Markstränge und der Rinde statt, und in letzterer, wie schon oben angedeutet wurde, ganz vorzugsweise. Je nach der Richtung, in welcher diese später eingeschobenen Aeste wachsen, bleibt die Anordnung der Hyphen in den älteren Theilen entweder wesentlich die gleiche, wie in der Spitze oder dem Rande (z. B. Thamnolia, Rinde von Roccella, Bryopogon, Markstrang von Usnea); oder sie ändert sich dergestalt, dass in den älteren Theilen kaum eine Spur von der ursprünglichen Anordnung erkennbar bleibt — z. B. Mark von Roccella, Sphaerophoron, und vor allem die Rinde von letzterer Gattung und von Usnea, welche im älteren Zustande statt der ursprünglichen symmetrisch-divergirenden oder parallelen Hyphen ein dichtes Geflecht von nach allen Richtungen sich kreuzenden ästigen Fäden darstellt.

Bei vielen Laub- und, wie hier anticipirt werden mag, Krustenflechten (nach

Schwendener, ich kenne es von Umbilicaria pustulata und einer Reihe Krustenflechten) ist mit dem Dickenwachsthum ein von aussen nach innen fortschreitendes Absterben der älteren Rinde verbunden. Die todte Schicht bleibt auf der lebenskräftigen oft als eine fast structurlose durchsichtige Masse liegen; in anderen Fällen wird sie durch die atmosphärischen Agentien rasch zerstört und unkenntlich. Der Verlust der Rinde wird durch Regeneration von der Innenfläche aus ersetzt, so dass jene immer ungefähr die gleiche Dicke behält. Die in der Gonidienzone verlaufenden Markhyphen nämlich verästeln und verflechten sich zu einem der Rinde gleichwerdenden und sich ihr innen anlegenden interstitienlosen Gewebe. Die äusseren Gonidien werden in dieses secundäre Rindengeflecht eingeschlossen, schrumpfen allmählich und sterben ab, während innen neue entstehen. Hat der beschriebene Vorgang längere Zeit gedauert, so ist die ganze Rinde mit absterbenden oder todten inhaltslosen Gonidien durchsäet. Dieselben lassen sich, zumal nach Einwirkung von Kali, durch die unten zu erwähnende Iodfärbung ihrer Membran nachweisen. Sie liegen in der älteren Rinde immer viel weiter auseinander, als in der ursprünglichen Gonidienzone, was einen weiteren Beweis für die intercalare Vermehrung der Rindenelemente liefert.

Die Verzweigung des Strauch- und Laub-Thallus ist theils eine ächte Gabelung, Dichotomie, theils geschieht sie durch Adventiväste, welche an beliebigen Puncten entstehen können. Von den bei Usnea vorkommenden Soredialästen wird unten die Rede sein.

Die Gabelung kommt bei dem strauchartigen Thallus dadurch zu Stande, dass das Längenwachsthum des Scheitels in der Mittellinie aufhört, und dafür an zwei symmetrisch neben dieser liegenden Puncten derart andauert, dass zwei dem ersten gleiche und das Längenwachsthum fortsetzende Scheitel entstehen. Die Adventiväste werden angelegt, indem ein Bündel Rindenfasern über die Oberfläche hervorwächst und die Eigenschaften eines Thallusendes erhält. Ihr Wachsthum ist im übrigen dem der Gabeläste gleich. Der junge Adventivast sitzt zunächst der Rinde aussen auf. Durch sein Dickenwachsthum wird später das tiefer gelegene Rindengewebe des Stammes an der Ansatzstelle gelockert und das sich entwickelnde Mark des Astes mit dem des Stammes in Berührung gebracht. Von den Hyphen jenes treten dann immer zahlreiche Aeste in den Stamm ein, kreuzen und verflechten sich mit den Markhyphen des letzteren; eine Erscheinung, welche zumal in dem dichten Markstrange von Usnea auffallend hervortritt, in welchen die Fasern des Adventivastes von der Seite her eindringen und sich zwischen den longitudinalen Hyphen strahlig ausbreiten. An der Trennungsstelle der Gabeläste findet diese Kreuzung der Hyphen nicht statt.

Gefördertes Wachsthum eines Adventivastes kann den Hauptstamm zur Seite drängen und somit eine falsche, scheinbare Gabelung bilden.

Es ist wahrscheinlich, dass die Verzweigung, beziehungsweise Lappung des laubartigen Thallus auf ähnliche Weise wie bei dem strauchartigen zu Stande kommt, doch liegen darüber keine eingehenderen Untersuchungen vor.

Der eigenthümliche, in laubartige Schuppen und Podetien gegliederte Thallus von Cladonia und Stereocaulon bedarf in vielen Puncten noch genauerer Untersuchung. Für Cladonia haben Schwendener's Arbeiten die Wahrscheinlichkeit ergeben, dass die Podetien im Marke der primären Schüppchen angelegt

werden und durch die Rinde hervorbrechen. Die Berindung der Podetien bei genannter Gattung ist von allen übrigen verschieden. Das wachsende Thallusende besteht aus parallelen oder symmetrisch-divergirenden Hyphen, welche sich nach unten in die des Markes fortsetzen. Auf der unberindeten Oberfläche dieses, innerhalb eines dünnen, locker filzigen Fadengeflechtes, bilden sich einzelne, nach unten allmählich zahlreicher werdende Gonidiengruppen. Die partielle Berindung vieler Arten entsteht später, indem die Fäden des lockeren Geflechts die Gonidiengruppen überwuchern und sich auf der Aussenseite derselben zu einem lückenlosen Rindengewebe verflechten. Durch Vergrösserung und Vereinigung der anfänglich getrennten und bei vielen Arten als getrennte Schüppchen verbleibenden Rindenportionen kommt in manchen Fällen (Cl. furcata) eine fast oder ganz vollständige Berindung zu Stande.

Die blattartigen abstehenden Schuppen an den Podetien mancher Arten (Cl. squamosa, furcata u. s. f.) entstehen, indem sich entweder ganze Rindenschüppchen oder Theile des Randes von grösseren mit ihrer einen (unteren) Seite von dem oberflächlichen Fasergeflecht abheben, und sich um die entgegengesetzte (obere) befestigt bleibende wie ein Ventil drehen, bis sie horizontal stehen. Die Ursache dieser Bewegung ist in der Entwickelung der lockeren Faserschicht unterhalb der Anheftungsstelle zu suchen. Die beschriebenen Schuppen sind natürlich nur auf ihrer Oberseite berindet. Andere, an ihrer Basis beiderseits berindete Schuppen scheinen aus faltenartigen, später an ihrem freien Rande aufreissenden Vortreibungen der Rindenportionen zu entstehen.

Die Bildung der becherförmigen Thallusenden geschieht ähnlich wie die Gabelung, nur dass die Hyphen nicht nur nach zwei Seiten, sondern wie die Seitenlinien eines umgekehrten Kegels auseinander treten.

2. Der krustenförmig geschichtete Thallus.

Es wurde schon Eingangs angedeutet, dass bei einer Anzahl sogenannter Krustenflechten (Verrucaria, Calycium, Baeomyces u. s. f.) der Thallus noch zu wenig untersucht ist, als dass über seine Structur und seine Entwickelung irgend brauchbare Angaben möglich wären. Für die überwiegende Mehrzahl der Krustenflechten dürften aber zwei Haupttypen zu unterscheiden sein. Nach den mir zu Gebote stehenden Daten kann ich auch diese nur andeuten, eine sicher begründete Darstellung bedarf noch ausgedehnter Untersuchungen.

Der erste Typus, dem z. B. die Genera Psora, Psoroma, Thalloidima candidum angehören, unterscheidet sich von dem laubartigen nur dadurch, dass die Unterfläche des Thallus unberindet und allenthalben mit Wurzelhaaren bedeckt ist: Aesten oder Fortsetzungen der Markfasern, welche sich dem Substrat anschmiegen oder in dasselbe, oft tief, eindringen. Formen, welche, wie Placodium-Arten, Pannaria, Endopyrenium unten berindet, aber gleichfalls mit Wurzelhaaren bedeckt sind, schliessen diesen Typus unmittelbar an den laubartigen an; er würde, wie mir scheint, am besten geradezu mit diesem vereinigt werden.

Einem zweiten Typus gehört, wie Schwendener schon vor längerer Zeit (Vortrag über d. Flechtenthallus, p. 6, Flora 1864, p. 325) angedeutet hat, wohl die Mehrzahl der Lichenen mit gefelderter oder körniger Kruste an. Ich

habe von diesen eine Anzahl rindenbewohnender Formen, Lecidella enteroleuca Kbr. (Lecidea parasema Nyl. et plurim.), Ochrolechia pallescens, Lecanora pallida, Pertusaria untersucht und kann mich zunächst nur an diese halten; für die Uebereinstimmung einer sehr grossen Zahl anderer spricht aber der gleiche Habitus.

Der Rand des Thallus (Fig. 87) besteht bei den genannten Flechten aus mehreren Lagen von Hyphen, welche in der Richtung der Fläche strahlig divergiren (*A*), im radialen senkrechten Längsschnitt parallel laufen (*B*). Dieselben bilden miteinander eine continuirliche, in verschiedenen radialen Streifen oft verschieden dicke Randzone, über deren Umfang einzelne freie Hyphenenden hinausragen. Durch Spitzenwachsthum und Verästelung der marginalen Hyphenenden wird der Rand vorgeschoben, die Fläche des Tallus also vergrössert. In einiger Entfernung vom Rande beginnt die Bildung von Gonidien und zwar an zerstreuten Puncten und **innerhalb** der Hyphenlagen, so dass die Gonidiengruppen sowohl seitlich, als auch oben und unten von diesen bedeckt sind. In und um jede Gonidiengruppe findet nun, unter steter Vermehrung der Gonidien, eine lebhafte Verästelung der Hyphen und eine immer dichtere, bis zur Verwischung des ursprünglichen radialen Verlaufs fortschreitende Verflechtung der neu entstandenen Aeste statt, besonders auf der dem Substrat abgekehrten Seite. Es entsteht hierdurch an den bezeichneten Puncten ein dicht verflochtenes, zahlreiche Gonidien einschliessendes Fadenknäuel, von dem die oberflächlichsten Enden eine vorzugsweise zur Oberfläche senkrechten Verlauf zeigen, eine meist sehr dünne die äussersten Gonidien bedeckende Rindenschicht bildend (Fig. 87 *B*).

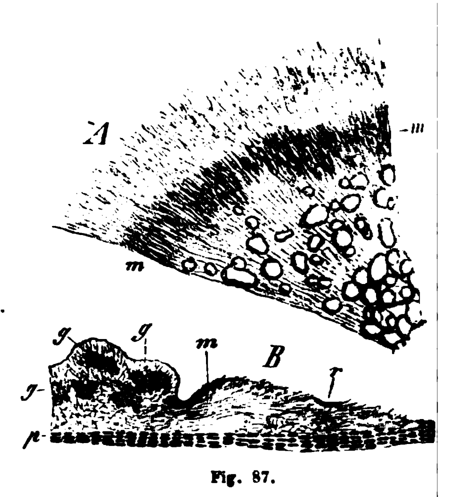


Fig. 87.

Die Stellen, in welchen die beschriebenen Bildungen stattfinden, erheben sich auf der Fläche der Marginalzone als gewölbte Hervorragungen, Wärzchen deren Zahl und Grösse mit der Entfernung vom Rande rasch zunimmt bis zu gegenseitiger Berührung und Zusammenfliessen. Je nach der Gestalt der Hervorragungen, dem Grade ihrer Erhebung und ihres Zusammenfliessens erscheint der ausgebildete Thallus in verschiedenem Grade uneben, warzig, körnig, gefeldert. Seine Structur gleicht sowohl bei den speciell genannten, als den meisten anderen mit ähnlich aussehendem Thallus versehenen Krustenflechten dem laubartigen. Die Rindenschicht ist, soweit meine Kenntniss reicht, dünn, aus Fasern des oben beschriebenen Verlaufes bestehend. Sie scheint überall in der früher angegebenen Weise (S. 250) aussen abgestossen und von innen regenerirt zu werden

Fig. 87. Lecidella enteroleuca Kbr. Auf der Rinde von Tilia. *A* junger, wachsender Thallusrand, schwach verg., von der Fläche gesehen. *B* Radialer senkrechter Längsschnitt durch denselben, Umriss 45mal vergr., Ausführung nach stärkerer Vergr., wie in Fig. 83. *m* Der schwarze Randstreifen. *g* Gonidiengruppen. *p* Periderma.

Die Gonidienzone springt verschieden weit in das Mark vor. Letzteres nimmt mit der Bildung der Vorragungen bedeutend an Mächtigkeit zu, seine Hyphen sind ordnungslos verflochten, die Interstitien lufthaltig. Bei den Krustenflechten mit sehr dickem Thallus, wie z. B. Lecanora ventosa Ach. (Haematomma vent. Mass.), L. Villarsii Ach. (Urceolaria ocellata DC.) bildet es weitaus die Hauptmasse, die Dicke der Rinde und Gonidienzone beträgt nach Tulasne kaum den 30sten Theil der des ganzen Thallus. Die Felderung der Oberfläche des letzteren hat, nach Schwendener (Vortr. p. 14), oft darin ihren Grund, dass die Rinde in Folge vorwiegender Ausdehnung des Markes Risse erhält — was natürlicher Weise unabhängig von der angegebenen ersten Anlegung der Felder geschehen kann.

Die Befestigung des Thallus geschieht in derselben Weise wie bei Psoroma, Psora u. s. w. durch Wurzelhaare, welche allenthalben als Aeste von den unteren Markhyphen entspringen. Dieselben dringen wenigstens bei vielen steinbewohnenden Flechten in Menge tief in das dichteste Substrat ein, oft ist der Thallus ganz oder nahezu vollständig gleichsam in die Substanz des Gesteins eingeflochten (zumal Verrucariae). Bei den rindenbewohnenden Krustenflechten, welche ich untersucht habe, drängen sich schon die Hyphenenden der Marginalzone theilweise zwischen die äussersten Peridermalagen. In geringer Entfernung vom Rande findet man einzelne Peridermastückchen der Oberfläche des Thallus aufliegend (Fig. 87, *r*). In den entwickelten Regionen des letzteren sind die der Rinde zugekehrten Markhyphen reichlich zwischen die oberflächlichen Peridermalagen eingedrungen, ein ordnungsloses Geflecht bildend, welches Peridermaportionen in reichlicher Menge einschliesst, entweder einzelne Zellen und selbst nur Membranfragmente, oder grössere Stücke, was auch bei der gleichen Flechtenspecies, je nach der Art des Baumes, den sie bewohnt, wechselt. Die eingeschlossenen Fragmente sind aufs verschiedenartigste verschoben, oft weit von einander und von den flechtenfreien tieferen Peridermaschichten entfernt — was ein lebhaftes intercalares Wachsthum in der unteren angewachsenen Medullar- oder Wurzelhaarlage anzeigt. Ein Wurzel- oder myceliumähnliches Eindringen der Hyphen in die tieferen Rindenlagen ist mir von keiner Krustenflechte bekannt.

Der Rand vieler Krustenflechten, unter den oben speciell bezeichneten z. B. der von Lecid. enteroleuca Kbr., wird häufig von einer vielbeschriebenen schwarzen Linie umsäumt. An dem Thallus genannter Species sieht man leicht, dass dies von einer schwärzlichen Färbung der Zellenmembranen der obersten wenigen Hyphenlagen herrührt, welche an der noch gonidienfreien Marginalzone in einem gewissen Alter eintritt. Wo der Thallus in lebhaftem Wachsthume begriffen ist, verläuft die schwarze Linie, wenn sie überhaupt vorhanden ist, innen von dem farblosen jugendlichen Rande. Auf den gonidienführenden Prominenzen erhält die schwarze Farbe, ohne Zweifel, weil die wenigen Zelllagen, denen sie zukommt, durch die Ausdehnung der Prominenz auseinandergedrängt und bald abgestossen werden. Wo von den in Rede stehenden Arten mehrere Thallusindividuen aneinanderstossen, da bilden die beschriebenen schwarzen Linien wie es scheint dauernde, oft landkartenähnliche Grenzen zwischen denselben. Der Grund hiervon dürfte darin liegen, dass bei dem Zusammentreffen mit anderen das marginale Wachsthum des Thallus stille steht und die Färbung in der Randzone dann eintritt und bleibt.

Eine Anzahl von Krustenflechten — z. B. Lecidea geographica, confervoides

(Rhizocarpon Ram. Kbr.), Urceolaria cinerea nach Tulasne's Abbildungen, zeigen um ihren scharf gefelderten Thallus einen Saum, gebildet aus strahlig divergirenden, verzweigten, confervenartigen und der Unterlage fest angeschmiegten Strängen, welche von bündelweise fest vereinigten Hyphen gebildet werden. Auf dieser marginalen Ausbreitung erheben sich die Areolen des Thallus in centrifugaler Folge, zuerst als kleine Schüppchen oder Wärzchen, welche sich allmählich bis zur allseitigen Berührung mit einander vergrössern. Es ist noch durch genauere Untersuchungen festzustellen, ob zwischen dieser Entwickelungsweise und der erst beschriebenen andere Unterschiede bestehen, als der, dass hier die Marginalzone in die einzelnen Stränge getheilt, dort zusammenhängend ist. Der Bau der Areolen zeigt keine besonderen Eigenthümlichkeiten.

Die marginalen Stränge der letztbesprochenen Formen sowohl wie die Randzone der nach Art von Lecidella enteroleuca Kbr. wachsenden werden oft unter dem Namen Hypothallus mit den Rhizinen und Wurzelhaaren confundirt. Passender ist die Bezeichnung Protothallus, insofern sie einen Anfangszustand bedeutet; ob jedoch die in Rede stehenden Theile mit dem unten zu besprechenden, aus der Spore zunächst entstehenden Protothallus identisch sind, ist noch fraglich.

Ueber die Entwickelung der gänzlich anheftungslosen, ringsum berindeten, krustigen oder knolligen exotischen Formen, wie Chlorangium Jussuffii und die anderen Lichenes esculenti kennen wir nichts. Der Bau von Chlorangium, welcher durch J. Müller gut beschrieben worden ist (Bot. Ztg. 1858, p. 89) schliesst sich im Wesentlichen dem der heteromeren Lichenen an. Seine Haupteigenthümlichkeit besteht, ausser der allseitigen Berindung, darin, dass die Gonidien in längliche, radial verlaufende und durch gonidienfreie Gewebsstreifen getrennte Gruppen angeordnet sind, welche zwischen der Rinde und dem massigen Medullarkörper liegen.

Die warzen- oder stabförmigen Excrescenzen, welche die Oberfläche mancher Krustenflechten oft dicht bedecken und das corallenähnliche Ansehen der sogenannten Isidium-Formen verursachen, zeigen, soweit ich nach gelegentlichen Beobachtungen urtheilen kann, gleiche Beschaffenheit, wie die Seite 21 erwähnten grösseren Excrescenzen von Evernia furfuracea, Umbilicaria. Genauere Untersuchungen fehlen auch hier.

8. Stoffliche Beschaffenheit der Mark- und Rindenschicht des geschichteten Thallus.

Der Inhalt der Hyphen ist stets farblos, unscheinbar, schwach körnig, hier und da kleine Oeltröpfchen führend, er wird durch Iod lebhaft gelb bis braun gefärbt. Organisirte Inhaltsbestandtheile kommen nicht vor; insonderheit ist das von Nylander (Synops., p. 50) behauptete Vorkommen von Stärkekörnern zurückzuweisen. Die Membran der Fasern gehört zu den gallertartigen Cellulosemodificationen. Sie ist durchscheinend, im Marke und den inneren Rindenregionen fast immer farblos, im trockenen Zustande spröde, in kaltem Wasser erheblich quellend, weich und biegsam werdend. Nach einigen von Nylander (l. c. p. 11) mitgetheilten Messungen nimmt der trockene Thallus durch Quellung in Wasser bei Peltigera canina um etwa 38, bei Hagenia ciliaris um etwa 30 Procent an Dicke zu. Es ist leicht zu beobachten, dass die Rinde vorwiegend in der Rich-

tung ihrer Oberfläche quillt, die lockeren Markfasern scheinen sich vorzugsweise in der Längenrichtung zu strecken; genaue Untersuchungen hierüber fehlen. Die Rindenzellen enthalten im trockenen Zustande wenigstens theilweise Luft, die ganze Schicht wird hierdurch undurchsichtig. Durch Wasser wird die Luft rasch verdrängt und die Transparenz der Membranen erhöht, so dass die grüne Gonidienzone durchschimmert; daher der beim Befeuchten eintretende Farbenwechsel der Oberfläche. Die Interstitien des Markgeflechtes bleiben auch beim Befeuchten lufthaltig, dieses daher undurchsichtig. In Iod bleiben die meisten Fasermembranen farblos, bei Zusatz von Schwefelsäure zerfliessen sie, entweder ungefärbt (z. B. Usnea barbata) oder nach vorheriger Bräunung (z. B. Hagenia ciliaris nach Speerschneider), oder nach Annahme einer manchmal intensiven (z. B. Mark von Evernia furfuracea) Violettfärbung. Bei Cetraria islandica werden, wie schon Schleiden (Grundz. II) angibt, die Rindenmembranen, mit Ausnahme der oberflächlichen gefärbten, durch Iodlösung allein schön blau, nach Zusatz von Schwefelsäure nehmen sie, sammt denen des Markes, eine violette Farbe an und zerfliessen. Die Medullarmembranen von Sphaerophoron coralloides werden durch Iod hellblau, währen die Membran der Rindenfasern farblos bleibt. Zusatz von SO_3 bewirkt lebhaft violette Färbung der Mark-, braunviolette der Rindenmembranen. Stellenweises Blauwerden durch Iod allein fand Schwendener noch in der Rinde von Cornicularia tristis Web. und einzelnen nicht näher bezeichneten Arten. Kupferoxydammoniak verursacht nach Schwendener höchstens ein sehr schwaches Aufquellen der Membranen. Ammoniak, Natron-, Kalilösung bewirken stets, und die letztere meist sehr starke Quellung. (Sie dienen daher dazu, das dichte Gewebe zu lockern und durchsichtig zu machen, wenn es sich um Untersuchung des Faserverlaufs handelt; letzterer tritt besonders deutlich hervor, wenn der Zellinhalt, nach Neutralisation des Alkali, durch Iod gefärbt wird.)

Mit Wasser gekocht quillt die Membran mancher Flechten zu amorpher Gallerte auf wie von Cetraria islandica allgemein bekannt ist; die Gallerte von der genannten Art und von Sphaerophoron coralloides wird durch Iod schön blau, die anderer Flechten, z. B. Sticta pulmonaria nicht. — Die beschriebenen Membranen sind die »M o o s - oder F l e c h t e n s t ä r k e, L i c h e n i n« der Chemiker.

Die Membranen der Rinde, zumal die oberflächlichen Lagen, sind bei vielen Flechten verschiedentlich gefärbt von einem die Substanz g l e i c h m ä s s i g d u r c h d r i n g e n d e n F a r b s t o f f e, z. B. Cetraria islandica, Bryopogon jubatus und viele andere; die dunkle Farbe der unteren Rinde von Evernia furfuracea rührt von einer Färbung der äusseren Membranschichten her: auf Durchschnitten sieht man die engen Lumina von dicken farblosen Membranen umgeben und zwischen diesen dunkelbraune Grenzstreifen. Genauere Untersuchungen über diese gleichförmig färbenden Stoffe, wenigstens mikrochemische, fehlen.

Eine zweite Reihe von Färbungen wird bewirkt durch die k ö r n i g e n E i n l a g e r u n g e n oder I n c r u s t a t i o n e n. Sehr viele Flechten zeigen in ihrem Gewebe kleine, runde oder längliche, aus o r g a n i s c h e r Substanz bestehende Körnchen, theils der freien Oberfläche und den Markhyphen auf-, theils den interstitienlos verbundenen Membranen eingelagert. F a r b l o s e, oder doch auch in Masse nur schwach gelblich gefärbte Körnchen dieser Art kommen z. B. vor: in der oberen Rinde von Placodium cartilagineum u. a., Imbricaria caperata Dill., incurva P. u. a., auf den Markhyphen von Peltigera, Solorina saccata, Sticta

Spec. (Schwendener), auf der Rinde von Roccella, zumal R. fuciformis, Thamnolia, in der innern Rinde von Sphaerophoron coralloides; deutlich, oft intensiv gelbe: Aussenseite der Rinde von Evernia vulpina, Physcia parietina; eingelagert der peripherischen Rindenregion von Cetraria straminea (Schw.), Usnea barbata, der ganzen Rindenmembran von Psoroma gypsaceum, gruppenweise durch die Rinde zerstreut bei Bryopogon divergens (Ach.), sarmentosus, und besonders Br. ochroleucus, wo sie in der Nähe der Oberfläche eine ununterbrochene Schicht bilden; Markhyphen von Sticta aurata, auch Sticta crocata u. s. f.; rothe Incrustationen auf den Markhyphen von Solorina crocea. Alle diese Ein- und Auflagerungen bedingen theils lebhafte Färbung, theils matt-gelbliches Ansehen und Undurchsichtigkeit (z. B. Thamnolia, Roccella) der Theile, in denen sie enthalten sind. Alle stimmen darin überein, dass sie sich in Alkalien leicht lösen, unverändert oder unter Entfärbung, oder doch wenigstens unter Einwirkung dieser Agentien wolkig zerfliessen (Physcia parietina; Sol. crocea unter Farbenänderung. Nach diesem Verhalten ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Körnchen aus den sogenannten Flechtensäuren (Usninsäure, Lecanorsäure u. s. f.) oder Verbindungen derselben bestehen, zumal da Knop gezeigt hat, dass bei Usnea, Bryopogon sarmentosus, wo die gelbe Farbe entschieden von den Körnchen herrührt, die Menge der ausziehbaren Usninsäure um so grösser ist, je intensiver gelb die Färbung (Ann. d. Chem. u. Pharm. Band 49, p. 108).

Eine zweite Reihe von Infiltrationen und Einlagerungen besteht aus anorganischen Substanzen. Zunächst sei hier die Rostfarbe erwähnt, welche nicht selten einzelne Individuen (»formae oxydatae«) vieler typisch anders gefärbter Krustenflechten annehmen, und von welcher vielfach bemerkt, neuerdings durch Gümbel nachgewiesen worden ist, dass sie durch Infiltration eines (pflanzensauern?) Eisensalzes zu Stande kommt. Bemerkenswerther ist das Vorkommen des oxalsauern Kalkes in vielen, zumal Krustenflechten. Derselbe tritt auf theils in Form octaedrischer Krystalle, theils unregelmässiger krystallinischer Körper, theils kleiner Körnchen. Er findet sich, wie in der Regel bei den Pilzen, niemals im Innern der Zellen, sondern entweder auf der Rindenoberfläche, auf den Markhyphen und in den Lücken zwischen diesen, oder — in Form feiner Körnchen — in die Membranen des dichten Rindengewebes eingelagert. Letzteres ist z. B. der Fall bei Psoroma lentigerum, dessen ganze Rinde vollkommen undurchsichtig, im reflectirten Lichte weiss ist, von dicht gedrängten Körnchen genannten Salzes. Ausser der genannten Species, deren Markhyphen gleichfalls durch den in Rede stehenden Körper incrustirt sind, seien als Beispiel für sein Vorkommen genannt: Ochrolechia tartarea Mass., Urceolaria scruposa mit ungeheuren Mengen zum Theil sehr grosser Krystalle in den Marklücken; Thalloidima candidum: Rindenoberseite mit auf- und eingelagerten Körnern; der Thallus der Pertusarien, zumal P. fallax, mit grossen, unregelmässigen, interstitiellen krystallinischen Massen; körnige Incrustationen im Marke von Chlorangium Jussufii; vereinzelte kleinere Krystalle finden sich im Innern des Thallus zerstreut bei Megalospora sanguinea, affinis Mass., Ochrolechia pallescens Mass. u. s. f.

Es ist jedoch durchaus unrichtig, wenn behauptet wird, der kleesaure Kalk komme in allen Flechten, oder gar bei allen in Octaederform vor, und wenn dieser sogar (von Nylander, Synops. p. 4) unter die characteristischen Merkmale der

Flechten aufgenommen ist. Er fehlt nicht nur allen Gallertflechten, sondern kommt nicht einmal allen krustigen heteromeren zu; so suchte ich ihn z. B. bis jetzt vergebens bei Lecanora pallida und Lecidella enteroleuca Kbr. Unter den laubartigen konnte ich ihn sowenig wie Schwendener finden, abgesehen von seinem Vorkommen bei Placodium und Endocarpon monstrosum, dessen dieser Beobachter erwähnt; auch bei den meisten strauchartigen sah ich ihn sowenig wie Schwendener. Nur in den jungen Zweigen von Roccella fuciformis fand ich ziemlich grosse (nicht chemisch untersuchte) Krystalle, und in der Rinde und dem Marke von Thamnolia vermicularis Gruppen kleiner Stäbchen und Körner, welche aus dem in Rede stehenden Körper bestehen.

Als oxalsaurer Kalk wird dieser legitimirt durch die auf Seite 13 angegebenen Reactionen (untersucht bei Ochr. tartarea, Psor. lentiger., Pertusaria, Thamnolia). Zudem haben die makrochemischen Analysen in den incrustirten und krystallhaltigen Flechten mehrfach Oxalsäure nachgewiesen (z. B. Urceolaria, Ochr. tartarea, Pertusaria etc.). Es bestehen übrigens in dieser Beziehung Widersprüche: Gümbel konnte in Lecanora ventosa keine Oxalsäure nachweisen, während Braconnot grosse Mengen oxalsauren Kalkes angiebt, den ich gleichfalls sowohl mikroskopisch als makrochemisch nachweisen konnte.

Ausführliche Aufzählung und Beschreibung der durch die Analyse nachgewiesenen organischen wie anorganischen Flechtenstoffe wäre hier nicht am Platze; es sei daher auf Rochleder's Zusammenstellung der Thatsachen und Litteratur in Gmelin's Handb. d. Chemie, Bd. VIII. verwiesen (separatim: Chemie u. Phys. d. Pfl. v. Rochleder. 1858). Bemerkenswerth ist der oft sehr hohe Aschengehalt, der nach Thomson bei Cladonia rangiferma bis 12,47 Procent, bei P. saxatilis bis 6,91 Proc., bei Cetr. islandica allerdings nur 1,84 Proc. der Trockensubstanz beträgt. Ferner die mit dem Substrate wechselnde Aschenmenge: Imbricaria saxatilis von einer Esche gegen 7 Proc., von Felsen 3,9 Proc. (Thomson), Evernia prunastri von Birkenrinde 4,12—5 Proc., von Sandstein 3,5 Proc., wobei die relative Menge der Bestandtheile wechselt (Uloth). Endlich das, in der sonst qualitativ den übrigen Pflanzenaschen ähnlich zusammengesetzten Asche sehr häufige Vorkommen relativ grosser Mengen von Thonerde (z. B. 3,49 Proc. der Aschenmenge in Ev. prunastri von Sandstein). Ausführlicheres über die Aschenanalysen siehe bei:

Thomson, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 53, p. 254.
Knop, Erdm., Journ. f. pract. Chem. Bd. 38, p. 46. Bd. 40, p. 386.
Gümbel, Ueber Lecanora ventosa. Denkschr. d. Wiener Acad. Math. Naturw. Cl. Bd. XI.
Lindsay, Popul. hist. of Brit. Lich., p. 51.
Uloth, Flora 1861, p. 568.
Th. Fries, Genera heterolichenum, p. 8—12.

4. Die Gonidien des geschichteten Thallus.

Von diesen Organen sind bei den heteromeren Lichenen zwei Hauptformen zu unterscheiden, von denen jeder Species eine zukommt, und welche kurz als grüne (Chlorogonidien Wallr.) und blaugrüne bezeichnet werden können. Letztere finden sich bei den Genera Nephroma, Heppia Näg., Peltigera,

Solorina, Arten von Sticta (Stictina Nyl.) und den den Uebergang zu den Gallertflechten bildenden Gattungen Pannaria, Lecothecium, Racoblenna.

Die übrigen, weitaus zahlreicheren Gattungen haben grüne Gonidien. Was Speerschneider als farblose Gonidien bezeichnet, sind nichts weiter als leere Membranen, die durch die Präparation ihren gefärbten Inhalt verloren haben, was bei Durchschnitten oft der Fall ist. Tulasne fand dagegen in dem Thallus von Lecidea albocaerulescens Fr. farblose, solide, ganz aus Cellulose bestehende Kugeln von $^1/_{75}$ Mm. bis $^1/_{62}$ Mm. Durchmesser, welche er für veränderte Gonidien hält (Mém. Lich. p. 85). — Von den übrigen wesentlich verschieden sind die Gonidien der Gattung Roccella.

Das grüne Gonidium entsteht, wie Bayrhoffer zuerst zeigte, indem das Ende eines kurzen Seitenästchens der Hyphen anschwillt und sich zu einer kugeligen, grüne Farbe annehmenden Zelle abgrenzt (Fig. 88 *a*, *g*). Einmal gebildet, zeigt es selbständiges Wachsthum und selbständige Vermehrung durch Theilung: eine Anzahl Gonidien liegt daher ungestielt in den Interstitien des Hyphengeflechtes.

Das fertige Gonidium (Fig. 88) ist eine kugelige Zelle von verschiedener Grösse. Das von Schwendener für Usnea gefundene Maximum von $^1/_{80}$—$^1/_{55}$ Mm. dürfte für die meisten Flechten gültig sein. Bei Sticta überschreitet der Durchmesser selten $^1/_{125}$ Mm. bis $^1/_{100}$ Mm. Die Gonidien haben eine farblose, ziemlich derbe Membran, welche in Iod und Schwefelsäure, Chlorzinkjod die characteristischen Cellulosefärbungen zeigt, nach Erwärmung mit Kali auch durch wässerige Iodlösung blau wird; Reactionen, die zur Auffindung der abgestorbenen Gonidien in der alten und abgestossenen Rinde dienen. Sie enthalten einen Protoplasmakörper, welcher ziemlich gleichförmig gelbgrün gefärbt ist, durch einen Farbstoff, dessen Vertheilung, Löslichkeit, Colorit dem Chlorophyll vollkommen gleicht, der jedoch, nach Knop und Schnedermann, mit diesem nicht identisch, und als Thallochlor unterschieden worden ist (Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 55, p. 151). Der grüne Körper füllt entweder den Innenraum der Zelle vollständig aus, oder er ist auf seiner Oberfläche uneben (gekerbt oder strahlig eingeschnitten in der Profilansicht) und nur die Vorsprünge mit der Wand in Berührung, die Vertiefungen durch wasserhelle Substanz ausgefüllt. Der peripherische Theil des grünen Körpers ist meistens deutlich dunkler gefärbt, als die Mitte. Sein Centrum wird bei der frischen Flechte von einem blassen runden Körper eingenommen, der entweder homogen oder bläschenartig hohl, soviel erkennbar ungefärbt ist, und welchen ich, nach Aussehen, Stellung und Verhalten zu Reagentien, als Zellkern bezeichnen möchte. Derselbe findet sich constant in dem frischen, feuchten Thallus. Er wird unkenntlich beim Eintrocknen des letzteren und ist an Präparaten, welche von trocknen, wenn auch

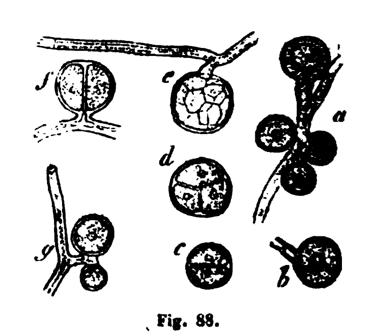


Fig. 88.

Fig. 88. Grüne Gonidien *a*—*e* von Imbricaria tiliacea, Vergr 390, *g* von Sphaerophoron coralloides, Vergr. 390; *f* von Usnea barbata (Vergr. 700 nach Schwend.).

noch lebendigen Exemplaren entnommen sind, meist nicht sichtbar; er erscheint aber nach einiger Zeit wieder, wenn die Flechte wieder befeuchtet wird.[1] Nicht selten finden sich ausserdem einzelne, verschiedenartig geordnete, farblose, ölartige Tröpfchen. Speerschneider's Angabe von mehreren Zellkernen und Schwendener's Leugnen des Vorhandenseins eines Kerns mögen theils in dem Auftreten der Oeltröpfchen, theils in der mit der Befeuchtung wechselnden Deutlichkeit des letzteren ihren Grund haben.

Die Vermehrung der Gonidien erfolgt durch wiederholte Zweitheilung (mit Scheidewandbildung) in gleichgrosse Tochterzellen. Nach Schwendener's Untersuchungen (die ich für die meisten, doch nicht für alle Stadien wiederholt habe) »geht die erste Scheidewand durch den Anheftungspunct der Stielzelle (Fig. 88, *f*); die beiden folgenden setzen sich an die erste gewöhnlich in der Weise an, dass die vier Theilzellen annähernd tetraedrisch gestellt sind (*c*, *d*), seltener so, dass letztere in derselben Ebene liegen. Die Theilung schreitet hierauf in den verschiedensten Richtungen des Raumes fort, es bilden sich grössere Gruppen, die oft noch längere Zeit ihre ursprüngliche Kugelform behalten« (*e*). Nach vollendeter Theilung beginnen die einzelnen Tochterzellen sich auszudehnen und Kugelform anzunehmen, die ganze Gruppe erhält hierdurch zunächst maulbeerförmiges Aussehen; zuletzt trennen sich die Tochterzellen von einander. Es ist mehr als wahrscheinlich, dass in den frei und kugelig gewordenen Tochtergonidien der Theilungsprocess von neuem vor sich gehen kann, ein sicherer Beweis hierfür jedoch kaum zu liefern, weil in den Präparaten die freien von solchen nicht unterschieden werden können, welche von ihren Stielen abgerissen sind.

Die blaugrünen Gonidien entstehen nach Schwendener wie die grünen als Endzellen kurzer Seitenästchen der Hyphen und theilen sich wie jene; »nur folgen die Scheidewände weniger rasch nach einander und sind dabei häufiger so gestellt, dass je vier zusammengehörige Theilzellen in einer Ebene liegen. Auch verlieren die aus einer Mutterzelle hervorgehenden Gruppen schon sehr früh ihre Kugelform, sie werden unregelmässig-länglich, oft viel länger als breit, und bilden alsdann doppelte oder mehrfache Reihen, deren Gliederzahl sich häufig durch wiederholte Theilung in der nämlichen Richtung vermehrt.« Zumal bei den Pannarien und Verwandten tritt die Anordnung zu Reihen oder Ketten sehr auffallend hervor; letztere schieben sich oft weit in das Mark hinein. Bei den anderen Gattungen sind die Gonidien zu unregelmässigen Gruppen oder Nestern vereinigt.

Die Membranen dieser Gonidien sind in der Regel im ausgebildeten Zustande verdickt, gallertartig weich, oft in eine weichere breite Mittelschicht und dünne, festere Aussen- und Innenschicht gesondert. Die gallertigen Schwestermembranen sind meist fest vereinigt, anscheinend zu einer homogenen Gallerte zusammengeflossen, so dass die Gonidiengruppe aus blassgrünen Körpern oder Zellen zusammengesetzt zu sein scheint, welche, mehr oder minder weit von einander entfernt, in einer gemeinsamen Gallerthülle eingebettet liegen. Erinnert schon dieses Verhältniss an die Zellfamilien der Nostocaceen und Chroococcaceen, so

1) Nach Untersuchungen an Imbricaria tiliacea, caperata, Physcia parietina, Hagenia ciliaris, Parmelia pulverulenta, stellaris, Usnea barbata, Sphaerophoron coralloides, Lecidea enteroleuca, Pertusaria, Evernia prunastri, Cetraria islandica.

wird die Aehnlichkeit mit den Zellen dieser Algen eine sehr vollständige durch die Inhaltsbeschaffenheit der in Rede stehenden Gonidien. Die Membran umschliesst einen ganz homogenen Protoplasmakörper, welcher durch Phycochrom gleichmässig rein oder schmutzig blaugrün gefärbt ist. Genauer untersucht ist der Farbstoff allerdings bis jetzt nicht, seine Bezeichnung als Phycochrom wird jedoch durch die vollkommene Aehnlichkeit mit dem der genannten Algen gerechtfertigt.

Die blaugrünen Gonidien sind der (allerdings nicht ausnahmslosen) Regel nach kleiner als die grünen; dieser Umstand, die Homogenität ihres Inhalts und ihre gallertige Umhüllung mag es erklären, dass sie Nylander als grains gonidiaux, granula gonima, von den Gonidien unterscheidet.

Die Gonidien von Roccella zeichnen sich bei trocknen Exemplaren von allen übrigen durch den blass gelbgrünen Inhalt aus, dessen Beschaffenheit an der frischen Flechte noch zu ermitteln ist. Ihre Entstehung ist der der grünen im Wesentlichen gleich; ihre Vermehrung geschieht dagegen durch Sprossung, ganz ähnlich wie bei den hefeartigen Pilzzellen (Seite 119, 120), nur dass die zur Tochterzelle sich abgliedernde Ausstülpung mit etwas breiterer Basis als bei diesen der Mutterzelle aufsitzt (vgl. Fig. 83, *b*, *g*).

II. Der Thallus der Graphideen.

Eine Anzahl von Krustenflechten zeigt eine von der beschriebenen in wesentlichen Puncten abweichende Thallusstructur. Ich fand dieselbe bei Graphideen verschiedener Genera (Graphis scripta, Opegrapha varia, O. plocina Kbr., Lecanactis illecebrosa Kbr., Arthonia impolita Kbr., ferner O. saxatilis Schaer. [Zwackh. Exs. Nr. 2], O. gyrocarpa Kbr.) und bezeichne sie daher nach dieser Familie; sie kommt ferner der Pyrenula nitida[1]) zu.

Die Haupteigenthümlichkeit dieser Thallusform besteht in der Beschaffenheit der Gonidien (Fig. 89). Die erste Entstehung und der Zusammenhang dieser mit den Hyphen ist mir nicht deutlich geworden. Sie finden sich vereinigt zu oft vielgliedrigen, confervenartigen, ästigen Zellreihen, welche durch Theilung der Endzelle in die Länge wachsen, so zwar, dass diese aus ihrem abgerundeten

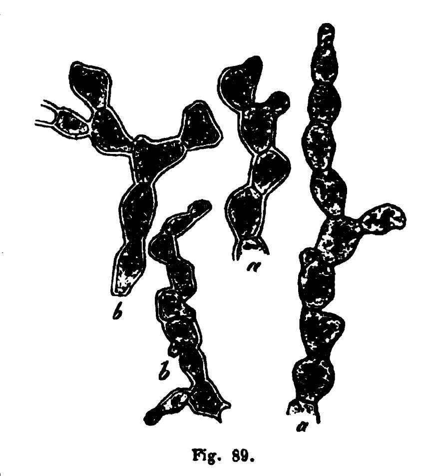


Fig. 89.

Fig. 89. Gonidienketten, *a* von Lecanactis illecebrosa Duf. *b* von Graphis scripta; Vergr. 390. Die runden Körper im Innern der Zellen stellen die braunrothen Oeltropfen vor.

1) Inwieweit die übrigen Verrucariaceen mit dieser übereinstimmen, muss ich dahin gestellt sein lassen. Die ächten Verrucarien, z. B. V. Dufourei DC., V. calciseda DC. scheinen entschieden nicht hierher zu gehören.

Scheitel eine am Grunde verschmälerte, und sich hier später durch eine Querwand zur neuen Endzelle abgrenzende Ausstülpung treibt. Die Reihen verästeln sich, indem eine ebensolche Ausstülpung unter dem oberen Ende der Gliederzellen hervortritt, als Anlage der ersten Zelle des Astes. Eine Theilung der Gliederzellen durch Querwände habe ich nie beobachtet.

Die Gestalt der Zellen ist höchst mannigfaltig; die verschiedensten Formen kommen in demselben Thallus vor, und zwischen den untersuchten Arten besteht keine erhebliche Verschiedenheit. Die Mehrzahl hat eine unregelmässig-ovale, etwa tonnenförmige Gestalt, ist in der Mitte aufgetrieben und mit ebenen kleinen Endflächen den Nachbarzellen angefügt, so dass die Reihe rosenkranzförmig erscheint. Daneben kommen fast kugelige, oder ganz unregelmässig ausgebuchtete Formen vor, und, zumal am Rande des Thallus, schmal und langgestreckt cylindrische. Die Zellen sind im Vergleich zu den Gonidien anderer Flechten sehr gross, die tonnenförmigen z. B. bei Opegrapha plocina bis zu $^1/_{27}$ Mm. lang, $^1/_{35}$ Mm. breit, bei Lecanactis bis über $^1/_{42}$ Mm. lang, bei etwa $^1/_{75}$ Mm. Breite. Ueberschreitungen dieses Maasses finden sich öfters, die gestreckt cylindrischen sind dagegen vielfach nur $^1/_{250}$ Mm. dick.

Die Zellen besitzen eine mässig dicke, nicht gallertartige Cellulosemembran. Diese umschliesst entweder einen durch Chlorophyll gleichmässig gelbgrün gefärbten Protoplasmakörper, in dessen Mitte eine Anzahl verschieden grosser rothgelber oder rothbrauner, anscheinend ölartiger Körner oder Tröpfchen zerstreut liegen; oder die letzteren nehmen, dicht gehäuft, den Innenraum beinahe oder ganz vollständig ein, eine körnige, rothbraune Inhaltsmasse erscheint nur von einer schmalen peripherischen grünen Schicht umgeben oder ohne letztere, die ganze Zelle erfüllend. Bei den fünf oben zuerst genannten, hinreichend frisch untersuchten Arten fand ich alle Modificationen des Inhalts in demselben Thallus, den relativ grössten Chlorophyllreichthum in den anscheinend jüngeren Zellen. Bei Pyrenula nitida fehlte das Chlorophyll nie, die rothgelben Oeltropfen waren immer sparsam, in einzelnen Zellen gar nicht vorhanden. Aus der angegebenen Inhaltsbeschaffenheit erklärt sich ohne Weiteres die vielfach beschriebene braunrothe oder gelbe Farbe des intacten oder verletzten Thallus der hierher gehörigen Formen, welche Farbe Wallroth zur Bildung des Namens Chrysogonidien veranlasst hat. An alten, trockenen Exemplaren ist der Inhalt meist ganz ausgebleicht.

Die Gonidienketten sind bei den oben genannten steinbewohnenden Formen, bei Lecan. illecebrosa, Arth. impolita, schräg oder senkrecht zur Oberfläche des Substrates gestellt und allenthalben umsponnen von verzweigten, farblosen, dünnen (etwa $^1/_{800}$ Mm. durchschnittlich starken) Hyphen mit fast zum Verschwinden des Lumens verdickter Membran. Der ganze Thallus besteht lediglich aus einem solchen, in den Interstitien lufthaltigen Geflechte von Gonidienketten und Hyphen, ohne Differenzirung in Mark und Rindenschicht; er bildet einen zarten, centrifugal wachsenden verschieden dicken Ueberzug auf der Oberfläche des Substrates. Seine weisse Farbe rührt bei genannter Lecanactis und Arthonia theils von dem Luftgehalte, theils daher, dass an der Oberfläche zwischen dem Hyphengeflechte sehr viele farblose leere Membranen abgestorbener Gonidien liegen.

Bei Graphis scripta, Opegrapha varia und ähnlichen rindenbewohnenden

Formen hat der Thallus, für sich allein betrachtet, im Wesentlichen den beschriebenen Bau; das Geflecht von Gonidienketten und Hyphen ist aber ausgebreitet zwischen den äussersten Peridermalagen der Rinde und die Gonidienketten vorzugsweise in der Richtung der Oberfläche geordnet und verzweigt. Sie drängen sich sammt den Hyphen allenthalben zwischen die Lagen und einzelnen Zellen des Periderma ein, am Thallusrande oft ein zierliches Netz bildend. Der ganze Thallus dieser Formen erreicht nur eine geringe Dicke und seine Aussenfläche ist stets bedeckt von einem dünnen, aus einer oder einigen Lagen von Zellen bestehenden Peridermaüberzuge: daher unterrindiger Thallus, Th. hypophloeodes. Nach Tulasne's Angaben schliesst sich diesen Formen als einfachste, fast rudimentäre der Thallus von Arthonia galactites (vielleicht auch »Verrucaria epidermidis«) an, ein spärliches, unter der oberflächlichsten Peridermaschicht verbreitetes Fasergeflecht mit einzelnen kleinen Gonidienketten (chapelets). Die anscheinend weisse oder weissliche Farbe dieser unterrindigen Thalli rührt, wie schon Wallroth angab, vielfach von Luftansammlung in und unter dem vertrockneten oberflächlichen Periderm her; bei Graphis scripta kommt hierzu reichliche Anhäufung unregelmässiger krystallinischer Stücke von oxalsaurem Kalk.

Der Thallus von Pyrenula nitida endlich (nach Exemplaren auf Carpinus Betulus) ist gleichfalls unterrindig, aussen von einer festen Lage Periderma bedeckt, und sein dichtes massiges Hyphengeflecht bis in die tiefsten Schichten dieses Gewebes ein–, diese weit auseinanderdrängend. Seine Gonidienketten sind fast lückenlos verflochten zu ausgedehnten, mächtigen, nur wenige Hyphen umschliessenden, unter der Oberfläche liegenden Gruppen oder Lagern.

Schliesslich sei bemerkt, dass die Structur der hierher gehörigen Thallusformen, zumal die Gonidienketten, am leichtesten und deutlichsten hervortreten, wenn man die Präparate nach Einwirkung etwa 10procentiger Kali– oder Natronlösung vorsichtig zerdrückt und zerfasert.

III. Gallertfechten.

Hierher gehören die Phycolichenes Massalongo's, die Collemaceae Nylander's zum allergrössten Theile, d. h. mit Ausnahme der im nächsten Abschnitte zu besprechenden »anomalen«.

Der Thallus der Gallertflechten hat laubartige oder klein–strauchartige Gestalt, oder besteht aus Körnchen, die mit einander eine Kruste bilden (Synalissae spec.). Er ist im trockenen Zustande knorpelig–spröde, saugt Wasser begierig ein und quillt durch dasselbe zu einem zäh–gelatinösen Körper auf. Durchschnitte zeigen, dass er in allen Fällen zusammengesetzt ist aus 1) Gonidien, deren rundlicher oder etwas länglicher Protoplasmakörper homogen–feinkörnig und durch Phycochrom gleichförmig blaugrün bis violettbraun gefärbt ist, genau wie bei den oben beschriebenen von Pannaria, Peltigera u. s. f., und wie bei den Zellen der typischen Nostocaceen; 2) engen, verzweigten und oft Hförmig oder netzförmig anastomosirenden Hyphen, Reihen meist schmal– und langgestreckt–cylindrischer Zellen, seltener aus kurzen, ovalen Gliedern zusammengesetzt und daher rosenkranzförmig (Thyrea decipiens Mass.), mit zarter dünner Wand und blassem Protoplasmainhalte. Beide Theile, die blaugrünen Gonidien–

körper (schlechthin Gonidien genannt) und die Hyphen sind einer anscheinend homogenen Gallerte eingebettet, welche die meist weiten, oft sehr grossen Zwischenräume vollständig ausfüllt, ohne luftführende Lücken frei zu lassen. Alle Theile sind entweder in der ganzen Dicke des Thallus gleichförmig vertheilt und mit einander gemengt (Synalissa, Thyrea decipiens Mass.) oder die Gonidien sind unter der Oberfläche reichlicher als in der Mitte vorhanden, ohne jedoch in letzterer völlig zu fehlen. So z. B. bei Mallotium, Collema conglomeratum, C. conchilobum, furvum, Omphalaria pulvinata Nyl., coralloides Nyl. und wohl den meisten grösseren Formen. Hierzu kommt bei laubartigen (Mallotium, Coll. furvum, conchilobum u. a.) ein grösserer Gonidienreichthum an der oberen oder Lichtseite als an der unteren.

1. Die Gonidien sind entweder zu Reihen (Schnüren, Ketten) oder in verschiedenartiger anderer Weise gruppirt.

a. Die erstgenannte Anordnung (Fig. 90, 91) kommt, wie längst bekannt, der alten Gattung Collema zu und ihren Verwandten (Synechoblastus, Leptogium, Mallotium, Obryzum, Plectopsora u. a., Lempholemma nach Schwendener). Die Kette kommt dadurch zu Stande, dass sich alle Zellen wiederholt durch Scheidewände theilen, welche mit der ersten parallel sind. Die Theilung dauert in allen Theilen der Kette lange an, die Zahl der Glieder kann daher eine sehr grosse werden. Diese sind rundlich oder abgerundet kurz-cylindrisch, die Kette daher rosenkranzförmig, genau wie bei der Algengattung Nostoc, und wie bei dieser werden einzelne zerstreute Glieder der Reihen, während in den meisten die Theilung andauert, zu theilungsunfähigen Grenzzellen, Interstitial-, Dauerzellen. Sie erhalten eine beträchtlichere Grösse als die gewöhnlichen Gliederzellen, derbere, zuletzt gelbliche Membran, meist mit einer kleinen, knopfförmig nach Innen vorspringenden Verdickung auf jeder Endfläche, und farblosen, wasserhellen Inhalt — Eigenthümlichkeiten, welche bei den gleichnamigen Organen vieler Nostocaceen wiederkehren (Fig. 90 *b*, 91 *i*). Die Ketten sind in dem Thallus vielfach wurmförmig gekrümmt und nach allen Seiten hin zwischen einander und zwischen die Hyphen eingeschlungen. Ueber ihren Zusammenhang mit diesen und ihren Ursprung sind die Angaben sehr verschieden. Nach Schwendener's kurzer Andeutung entsteht die erste Zelle der Kette in derselben Weise, wie die Gonidien der hete-

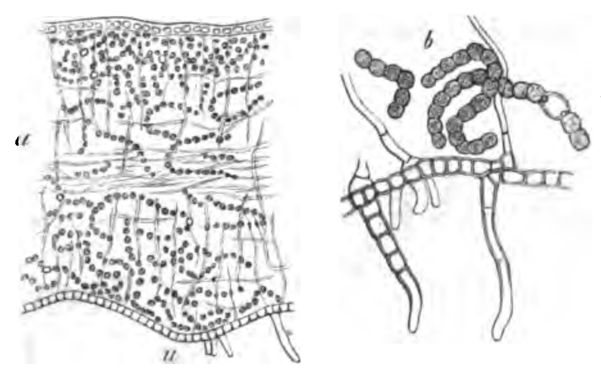


Fig. 90.

Fig. 90. Mallotium Hildenbrandii Garov. *a* Radialer Längsschnitt durch den Thallus. *u* Unterseite. Vergr. 190. *b* Stück eines sehr dünnen Schnitts durch die Unterseite, 390mal vergr.

romeren Flechten; die erste Theilung geht durch ihren Anheftungspunct. Caruel (Atti Soc. ital. Sc. Nat. Vol. VII, 1864) fand, dass von den Keimschläuchen, welche Sporen des Collema pulposum bei Aussaat auf feuchten Badeschwamm trieben, einzelne Zellen sich in eine Reihe kugeliger Glieder theilten, welche die blaugrüne Farbe der Gonidien annahmen. Körber, Sachs und ebenfalls Caruel geben ferner an, dass die Glieder der Gonidienketten ihrerseits zu verästelten, farblosen Hyphen auswachsen, also der umgekehrte Process wie bei den heteromeren Flechten, bei welchem die Gonidien die primären Organe wären. Was die letztere Behauptung betrifft, so stehe ich nicht an, sie mit Schwendener in Abrede zu stellen. Ferner sah ich bei sehr zahlreichen Aussaaten von verschiedenen Species aus den keimenden Sporen immer nur lange, farblose, verzweigte Hyphen, wie sie Tulasne beschreibt, hervorgehen, nie Gonidien an denselben entstehen. Auch Schwendener's Ansicht kann ich wenigstens nicht bestätigen; mit einer alsbald zu nennenden Ausnahme war es mir nie möglich, einen auch nur muthmasslichen genetischen Zusammenhang zwischen Gonidien und Hyphen zu finden. Dass ein solcher bei den meisten Formen jedenfalls nur selten beobachtet werden kann, und Gonidien und Hyphen meist selbständig und in gewissem Sinne unabhängig von einander wachsen, darüber sind alle Autoren einig. Die Zahl der Gonidienketten vermehrt sich (wie es auch für Nostoc unzweifelhaft ist) durch Trennung der vorhandenen in mehrere Stücke.

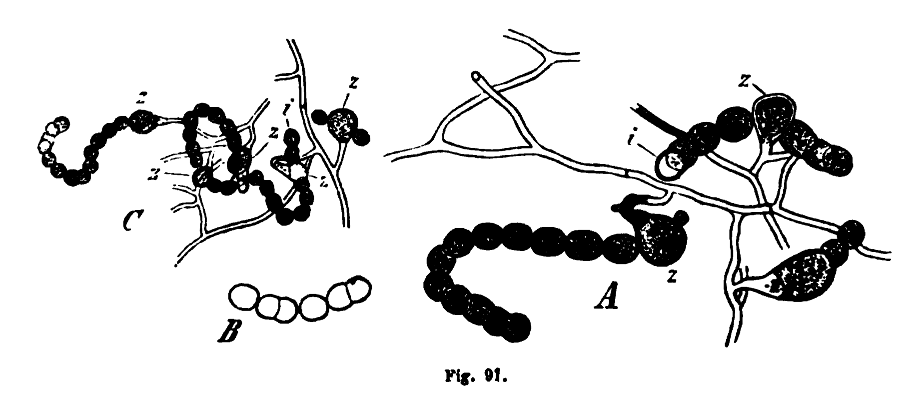


Fig. 91.

Nur bei Plectopsora cyathodes Mass. (und Lempholemma nach Schwendener) ist ein Zusammenhang der Gonidienketten mit den Hyphen leicht zu finden (Fig. 91). Einzelne Glieder (sie mögen der Kürze halber **Insertionszellen** heissen) der ersteren sind bedeutend grösser als die übrigen, derbwandig, sonst den theilungsfähigen gleich und durch ihren blaugrünen Inhalt von den gleichfalls vorkommenden Interstitialzellen leicht zu unterscheiden. Sie sitzen auf einem Stiele, welcher durch einen kurzen Seitenast einer Hyphe gebildet wird, der mit verbreitertem Ende der Insertionszelle fest angewachsen ist. Diese Er-

Fig. 91. Plectopsora cyathodes Mass. *A* ästige Hyphe mit 3 daran befestigten Gonidienketten. *i* Interstitialzelle, *z* Insertionszellen, *x* eine sammt den dazu gehörenden Gonidien abgestorbene Insertionszellen. Vergr. 720. *B* Stücke einer Gonidienkette mit zwei Theilungen. *C* 390mal vergr. *z* und *i* wie in *A*. Die mittlere Gonidienkette ist mittelst dreier Insertionszellen an Hyphenzweige befestigt.

scheinungen lassen sich auf zweierlei Weise erklären. Entweder ist die Insertionszelle ursprünglich die Endzelle des Stiels, aus welcher durch Theilung oder Sprossung die Gonidienkette hervorgegangen ist. Oder jene entsteht, indem ein stielförmiger Hyphenzweig gegen irgend eine vorhandene Gonidie wächst, sich dieser anlegt und die Gonidie sich in Folge hiervon zur Insertionszelle vergrössert. Letztere Ansicht vertritt Schwendener. In den beobachteten Erscheinungen lässt sich für und gegen beide eine Anzahl von Argumenten finden, deren Discussion hier zu weit führen würde, und darauf hinausläuft, dass directe Beobachtung an frischen Exemplaren die Entscheidung wird geben müssen.

b. Bei Omphalaria, Synalissa und Verwandten (Thyrea, Paulia Fée, Peccania Mass., Enchylium) sitzen die Gonidien meist sehr deutlich stielförmigen Hyphenzweiglein auf, was Thwaites schon 1849 dargestellt hat (Ann. Magaz. Nat. hist. Ser. 2, Vol. 3). Die Gonidien theilen sich nach 2 oder 3 abwechselnden, auf einander senkrecht stehenden Richtungen. In den meisten Fällen findet nach jeder Theilung eine Gabelung der Stielzelle statt, derart, dass jede Tochterzelle einen besonderen Stiel erhält; die successiven Gabelungsebenen schneiden einander rechtwinkelig. Auf diese Art entstehen, wenn die Stiele kurz bleiben, cymöse Gonidiengruppen (Fig. 92 *b*). Bei Synalissa (Fig. 92 *c*) finde ich die Gonidien nur paarweise zusammengestellt, es muss daher zwischen je zwei Theilungen eine beträchtliche Streckung des Stiels stattfinden. Bei Synalissa spec. kommen auch Gruppen zahlreicher, nach drei Raumdimensionen geordneter Gonidien ohne Stielzellen vor. Auch bei Phylliscum endocarpoides Nyl. sind die sehr grossen, dickwandigen, nach drei abwechselnden Richtungen sich theilenden Gonidien vielfach mit Stielen versehen, Hyphenästen, welche durch die Membran bis dicht an den Protoplasmakörper dringen. Die Verzweigung der Stiele lässt sich hier, wegen der dichten Vereinigung der Gewebstheile, schwer verfolgen.

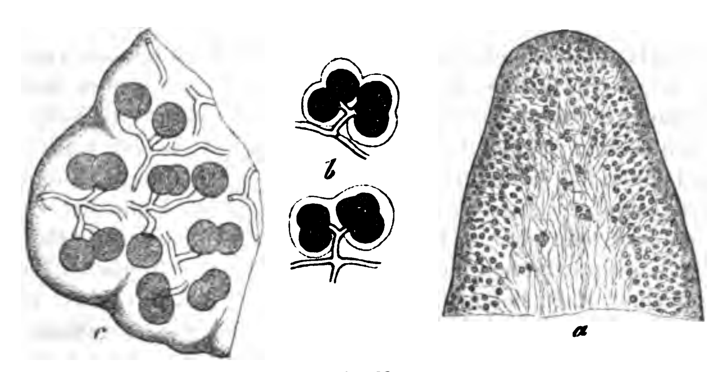


Fig. 92.

2. Von den Hyphen sind ausser den schon angegebenen keine Structureigenthümlichkeiten zu berichten. Ihre Anordnung ist wohl in allen Fällen

Fig. 92 *a*, *b*. Thyrea pulvinata Massal. *a* Senkrechter Längsschnitt durch den Thallusrand, Umriss 90fach vergr., Ausführung wie in Fig. 83. *b* Gonidiengruppen, 390fach vergr. *c* Synalissa Spec. (»Plectopsora botryosa«, Jack, Leiner und Stitzenberger, Krypt. Bad. Nr. 301) Stück eines dünnen Querschnitts durch ein Thallusläppchen, 720mal vergr. Die in der Figur schattirte Oberfläche der Gallerte ist violettroth gefärbt.

die, dass sie in der Mittellinie oder Mittelebene der Thallusabschnitte vorherrschend longitudinal, von der Basis zum Rande laufen, gerade oder wellig — was bei den meisten Collemen, Mallotium, Omphalarieen, Phylliscum, sehr deutlich hervortritt (Fig. 92 *a*), aber auch bei Synalissa, Thyrea decipiens, wenigstens im unteren Theile des Thallus beobachtet werden kann. Nach aussen von dem axilen Bündel bilden die Hyphen ein nach allen Richtungen verschlungenes weitmaschiges Geflecht oder Netz zwischen den Gonidiengruppen, das in den einzelnen Fällen verschiedene Gestalt hat. Bemerkenswerth ist der gerade, zu beiden Thallusflächen fast senkrechte Verlauf der peripherischen Hyphen bei Leptogium cyanescens, Mallotium (Fig. 90) und der bogige bei Synalissa, Thyrea decipiens, wo sie auf Durchschnitten ein zierlich-rundmaschiges Netz darstellen, dessen Lücken von den Gonidiengruppen ausgefüllt werden.

Bei den meisten Genera verlaufen zahlreiche peripherische Zweige senkrecht in die von Gallerte gebildete Oberfläche, um hier blind zu endigen. Eine Ausnahme hiervon machen Leptogium, Obryzum, Mallotium (Fig. 90), bei denen die peripherischen Zweigenden in eine den ganzen Thallus umziehende R i n d e oder O b e r h a u t übergehen: eine lückenlose, einfache oder stellenweise doppelte Schicht zierlich polyedrisch-tafelförmiger Zellen mit wasserhellem Inhalt und farbloser oder brauner Membran. Letztere ist auf der Oberseite des Thallus oft stärker und aussen mehr als innen verdickt, an die Epidermis höherer Gewächse erinnernd. Bei Mallotium entspringen von den Zellen der unteren Rinde überall zahlreiche vielzellige Haare, theils vereinzelt und kurz, theils länger und zu Bündeln vereinigt. Die Befestigung des Thallus geschieht durch diese Haare. Auch bei den anderen berindeten Formen (Leptogium) finden sich solche da, wo der Thallus dem Substrate aufliegt.

Bei den unberindeten treten an den Befestigungspuncten Aeste der Hyphen, mit meist derber Membran versehen, als Wurzelhaare aus der Gallerte hervor.

3. Die G a l l e r t e entsteht nach den dermaligen Kenntnissen vom Bau und Wachsthum der Zellmembran, deren Darstellung sich im ersten Bande dieses Handbuches finden wird, dadurch, dass die Zellmembranen des Thallus gelatinös verdickt und lückenlos vereinigt sind. Wo sie, wie z. B. bei Collema-Arten, Plectopsora, Leptogium, Mallotium, eine völlig homogene, durchscheinende, meist farblose Masse bildet, ist diese ihre Entstehung allerdings kaum direct nachweisbar, und ebensowenig eine sichere Entscheidung über den Antheil möglich, welchen Gonidien und Hyphen an ihrer Bildung haben. Häufig ist dagegen die Gallerte geschichtet, z. B. bei Synechoblastus Laureri, S. turgidus, Omphalaria und verwandten Formen, und hier sieht man deutlich die einzelnen Gonidienschnüre in dicke Gallertscheiden, die Gonidiengruppen in dicke, oft generationsweise ineinandergeschachtelte Gallertmembranen eingeschlossen. Die Gallerthüllen benachbarter Schnüre oder Gruppen schliessen oft deutlich fest aneinander, die Hyphen drängen sich zwischen ihnen durch. Bei Thyrea decipiens gelingt es nicht selten, durch Druck ein ganzes Thallusstück in einzelne Gonidiengruppen zu zerlegen, die mit generationsweise geschichteten Gallerthüllen umgeben sind; die Hyphen haften diesen theils aussen an, theils drängen sie sich zwischen die Schichten ein, ohne eigene Gallerthüllen erkennen zu lassen.

Nach diesen Thatsachen ist es wohl unzweifelhaft, dass die Gallerte wenig-

stens der Hauptmasse nach den Gonidienmembranen angehört — wie bei den heteromeren Flechten mit blaugrünen Gonidien; und bei der nahen Verwandtschaft aller Gallertflechten mit einander wird es erlaubt sein, diese Ansicht auch auf die mit ungeschichteter Gallerte versehenen auszudehnen.

Wohl bei allen unberindeten Formen ist die Gallerte in der Mitte des Thallus weicher, in höherem Grade quellbar als an der Oberfläche, und farblos; gegen die Oberfläche nimmt sie an Derbheit zu, und eine oft intensive, violette oder meist gelblichbraune Farbe an. Bei den berindeten (Mallotium, Leptogium) kommt diese letztere nur den Membranen der Rindenlage zu, die Gallerte innerhalb dieser ist, soweit meine Erfahrungen reichen, farblos.

Was das Verhalten gegen Reagentien betrifft, so sei hier erwähnt, dass die Gallerte von Plectopsora cyathodes, zumal die festere oberflächliche, durch Chlorzinkjod und Iod mit Schwefelsäure die characteristischen Cellulosefärbungen annimmt; ebenso die Membran der Interstitialzellen. Auch bei Phylliscum werden die Gallertmembranen im oberflächlichen Theile des Thallus durch genannte Reagentien blau. Bei anderen, gelegentlich in dieser Beziehung untersuchten Arten sah ich genannte Färbungen nicht auftreten; es fehlt jedoch an planmässigen Beobachtungen hierüber.

4. Ueber das Wachsthum der Gallertflechten fehlt es noch an genauen Untersuchungen. Dass dasselbe in centrifugaler Richtung fortschreitet, lehrt schon die oberflächliche Beobachtung. Man findet sehr oft das Gewebe der Basis oder Mitte schon im Absterben, während Spitze und Rand in offenbarer Vergrösserung begriffen sind. Bei Mallotium sind die Zellen der Rindenschichte in dem Rande jugendlicher Exemplare bedeutend kleiner und zarter, als in den vom Rande entfernten Regionen, was auf eine marginale Neubildung hindeutet. Im Uebrigen fand ich hier sowohl als bei Thyrea pulvinata (Fig. 92) bis in den äussersten Rand die gleiche Anordnung der Hyphen und Gonidien, wie in den älteren Theilen, nur die Gallerte weniger entwickelt, das Geflecht daher enger und dichter. Bei allen Collemaceen findet man auf weite Entfernung hinter dem Rande zahlreiche Theilungen der Gonidien, und da die Gonidienschnüre jedenfalls einen sehr beträchtlichen Theil der Thallusmasse ausmachen, so ist hieraus auf ein lange andauerndes intercalares Wachsthum zu schliessen.

IV. Anomale Formen.

1. Den vorhandenen Darstellungen zufolge (Nylander, Syn. 139, Tab. IV.) gehört hierher in erster Linie der krustige Thallus von Myriangium, der als ungeschichtet, aus gleichförmigem Zellgewebe bestehend beschrieben wird, und über dessen Gonidien nichts vorliegt. Er bedarf neuer Untersuchung.

2. Der strauchartige Thallus von Lichina, welchen besonders Schwendener genau untersucht hat, besteht aus einer dünnen, höchst kleinzelligen, überall, auch über dem Scheitel, gleichförmigen Rindenschichte und einem Marke mit überall deutlicher, in den älteren Theilen allerdings oft verschobener symmetrisch-divergenter Faserung. Die Markhyphen sind lückenlos verbunden und

mit dünnen, nicht gelatinösen Membranen versehen. Unter der ganzen Rinde liegt eine breite Gonidienzone und einzelne Gonidiengruppen sind durch das ganze Mark vertheilt. Structur und Farbe des Inhaltes der Gonidien sind die gleichen, wie bei den Gallertflechten. Sie theilen sich wechselnd nach verschiedenen Richtungen und bilden, indem sie sich aus ihrer ursprünglichen Anordnung verschieben, gekrümmte, einfache oder mehrfache Reihen. Nach allen diesen Thatsachen hält Lichina in vieler Beziehung die Mitte zwischen den strauchartigen heteromeren und den Gallertflechten.

3. Ephebe pubescens Fr. besitzt, wie aus zahlreichen Beschreibungen bekannt ist, einen strauchartigen, sehr ästigen Thallus, dessen Zweige stark borstendick werden. Untersucht man ein in Wasser liegendes junges Zweigende, so sieht man zunächst deutlich die Gonidien der Pflanze, innerhalb einer festen, dicken, geschichteten, das Ganze umziehenden Gallertscheide in eine Reihe übereinander gestellt (vgl. Fig. 93). Die Reihe verlängert sich durch Spitzenwachsthum, indem sich ihre kuppelförmige Scheitelzelle durch Querwände wiederholt in eine Scheitelzelle höherer Ordnung und eine scheibenförmige Gliederzelle theilt. Jede Gliederzelle theilt sich späterhin weiter, und zwar zunächst durch einander rechtwinkelig schneidende Längswände in zweimal zwei kreuzweise gestellte Tochterzellen. Jede dieser theilt sich wiederum durch eine Querwand in eine obere und untere; später erfolgen Theilungen abwechselnd nach drei Richtungen, jedoch in minder regelmässiger Folge als die ersten; und zwar scheint die Theilungsfähigkeit eine unbegrenzte zu sein. Aus den ursprünglichen Gliederzellen werden somit ebensoviele unregelmässig-vielzellige Glieder des Thallus, die lange deutlich von einander unterscheidbar sind. Die einzelnen Gonidien sind in den älteren Theilen in der Regel noch grösser als die primären Gliederzellen, der Thallus nimmt daher nach unten an Dicke beträchtlich zu. Die Gonidien haben im Wesentlichen die Structur von denen der Gallertflechten oder der Zellen der Nostocaceen, sie sind blaugrün oder bräunlichviolett gefärbt. Achtet man allein auf die bisher beschriebenen Erscheinungen, so ist nicht der mindeste Grund vorhanden, Ephebe zu den Flechten zu stellen, vielmehr scheint sie in die nächste Nähe der Nostocaceengattung Sirosiphon Kg. zu gehören, wo sie schon Agardh und Kützing (Spec. alg. p. 318) als Stigonema atrovirens Ag. hinstellten. Erwärmt man aber die Thallusenden in Kalilösung, so treten innerhalb der sich entfärbenden und quellenden Gallerthülle zarte, farblose, mit Querwänden ver-

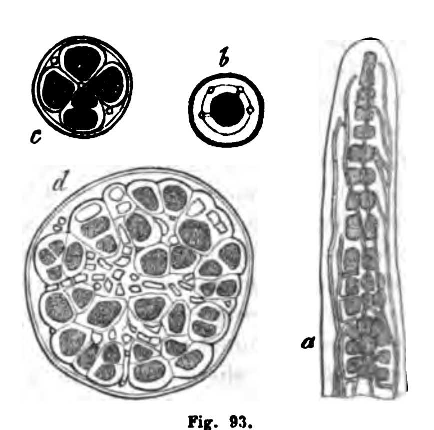


Fig. 93.

Fig. 93. Ephebe pubescens Fr. *a* Thallusspitze nach Erwärmung in Kalilösung. *b*, *c* Querschnitte durch den obersten, *d* solcher durch den unteren älteren Theil eines Astes. Die Gonidien sind durch die punctirte Schattirung bezeichnet. Vergr. 390.

sehene und verästelte Hyphen hervor. In dem obersten Ende verlaufen diese gerade, longitudinal rings um die Gonidienreihe, die 2—5 oder mehr längsten reichen meistens (nicht immer) bis zur Scheitelzelle oder neigen über dieser zusammen. Schon wenig unterhalb der Spitze sind die Hyphen reichlicher verästelt und bilden ein netzartiges Geflecht um die Gonidienreihe; zugleich dringen ihre Zweige gegen die Mitte des Thallus zwischen die Gonidien ein, sich hier weiter verästelnd und letztere verschiebend. In den älteren Theilen des Thallus verzweigen sich die Hyphen vorzugsweise in der Mitte, und zwar in dem Grade, dass sie die Gonidien gegen die Peripherie hin drängen, die Mitte zuletzt vorwiegend von dem Hyphengeflechte gebildet wird. Die Hyphen selbst werden dabei stärker und weiter als in der jugendlichen Spitze (Fig. 93).

Neubildung von Gonidien an den Hyphen ist nie beobachtet worden.

Wo ein Zweig entsteht, gliedert sich, wie bei dem Thallus von Sirosiphon, eine seitliche Ausstülpung einer Gonidie zur Scheitelzelle des Astes ab, dessen Gonidienreihe sich dann in der beschriebenen Weise verlängert; und gleichzeitig treiben die Hyphen des Stammes Zweige, welche die Astreihe umgeben und mit ihr weiterwachsen, wie angegeben wurde. An den Befestigungsstellen treten Hyphenzweige als Wurzelhaare aus der Oberfläche hervor, wie bei den unberindeten Gallertflechten.

Der Thallus von Ephebe besteht somit gleich dem der übrigen Lichenen, und speciell der Gallertflechten aus den zweierlei Hauptelementen: Gonidien und Hyphen; er ist von jenen allerdings wesentlich durch die Anordnung und Vermehrung der Gonidien verschieden.

Aus dem mitgetheilten Sachverhalte erklären sich die Widersprüche, welche über Ephebe auch in neuester Zeit noch bestehen (über die älteren Angaben vergl. Bornet, in Ann. sc. nat. 3 Sér. T. 18). Zu den Lichenen wurde Ephebe gestellt vorzugsweise auf Grund der an ihr gefundenen Apothecien. Bei der ohne Einwirkung von Reagentien anscheinend unzweifelhaften Nostocaceenstructur ist es daher begreiflich, wenn Hepp (Lichen. Europ. exsicc. Nr. 712) und Stitzenberger (Hedwigia II, 1) im Anschluss an die älteren Algologen den Thallus von E. für eine Alge und die Apothecien für Organe eines Schmarotzerpilzes erklärten. Freilich weisen schon die Darstellungen Bornet's (l. c.) und noch deutlicher Nylander's (Syn. p. 90, Tab. II.) auf die von Algen verschiedene Structur des älteren Thallus hin. Klar dargestellt wurde diese aber wiederum erst durch Schwendener (Flora 1863, p. 241). Es darf übrigens nicht verschwiegen werden, dass die Parasitenansicht zur Zeit zwar minder wahrscheinlich, aber keineswegs völlig ausgeschlossen ist, indem auch der sterile Thallus von Ephebe gebildet sein könnte aus einem Sirosiphon und einem die Zellwandungen dieses durchwuchernden Pilzmycelium.

Wie Schwendener (l. c.) gleichfalls schon angedeutet hat, stimmt der Thallus von Gonionema Nyl. und Spilonema Born. (Nyl. Synops. p. 88, Bornet, Mém. Soc. Sc. nat. Cherbourg IV, p. 226, pl. 1, 2) mit dem von Ephebe in allen wesentlichen Puncten überein — auch darin, dass sämmtliche Zellmembranen nach Einwirkung von Kali durch Iod tiefblaue Farbe annehmen.

Auch der Bau von Itzigsohn's Ephebella Hegetschweileri (Hedwigia I, 123) erinnert an den der soeben beschriebenen Formen, wenn er auch die Annahme einer Parasitenwucherung noch näher legt, als diese. Wie Itzigsohn,

Hepp, Stitzenberger schon beschreiben, zeigt der frische Thallus, im Wasser liegend, genau die Structur und Verzweigung der Nostocaceengattung Scytonema: innerhalb einer braunen dicken Gallertscheide eine einfache Reihe phycochromhaltiger Zellen, durch Quertheilung der Scheitelzelle und der Gliederzellen in die Länge wachsend, mit einzelnen theilungsunfähigen Interstitialzellen; und eine scheinbare Verzweigung, dadurch zu Stande kommend, dass sich die in die Länge wachsenden Stücke der Zellreihe neben den Interstitialzellen vorbeischieben und seitlich ausbiegen. Nach Erwärmen mit Kali bemerkt man aber auch hier die ganze Gallertscheide, bis zur Scheitelzelle hin, durchwuchert von einem dichten Geflechte vorzugsweise longitudinal laufender äusserst dünner farbloser Hyphen. Zwischen die blaugrünen Zellen (Gonidien?) sah ich diese nie eindringen.

4. Ganz eigenthümlich, wenn auch in mancher Beziehung an Ephebe erinnernd, ist der Bau des Thallus von Coenogonium Ehr. und der nur steril bekannten Gattung Cystocoleus Thwaites (Racodium Fries, S. veg. scand.). Wie Thwaites (Ann. Mag. nat. hist. 2. Ser. vol. III) für letztgenannte Gattung, Schwendener (Flora 1862, p. 225) und Karsten (Geschlechtsleben d. Pfl., p. 12) für die andere beschrieben haben, besteht der Thallus (Fig. 94) aus confervenartigen, selten bis $1/_{50}$ Mm. dicken ästigen Fäden, die bei Coenogonium zu einem flachen, fächerförmigen Körper verfilzt sind, bei Cystocoleus aufrechte Räschen bilden. Die Mitte der Fäden wird eingenommen von einer Reihe gestreckt-cylindrischer Zellen mit farbloser Cellulosehaut und (durch Chlorophyll?) grün gefärbten Inhalte, Zellen, welche den Gonidien verglichen werden können. Diese Gonidienreihe verlängert sich, soviel bekannt, durch Spitzenwachsthum. Sie wird umgeben von einer Schichte longitudinal verlaufender, septirter Hyphen, welche der Reihe fest anliegen und über dem Scheitel derselben mit ihren Enden zusammenneigen. Bei Cystocoleus sind dieser Hyphen in der Regel 5 bis 6, sie haben dunkelbraune, derbe Membranen, farblosen Inhalt und bilden eine überall lückenlos geschlossene Rinde oder Scheide um die Gonidienreihe. Bei Coenogonium sind sie oft zahlreicher, zart, ganz farblos, und seitlich Lücken zwischen sich lassend, die Gonidienreihe also wie ein durchbrochenes Netz umspinnend. Die Verästelung des Thallus geschieht in wesentlich der gleichen Weise wie bei Ephebe. Eine Gallerthülle ist nirgends vorhanden; genetische Beziehungen zwischen den Gonidien und Hyphen und Eindringen der letzteren zwischen jene bis jetzt nicht beobachtet.

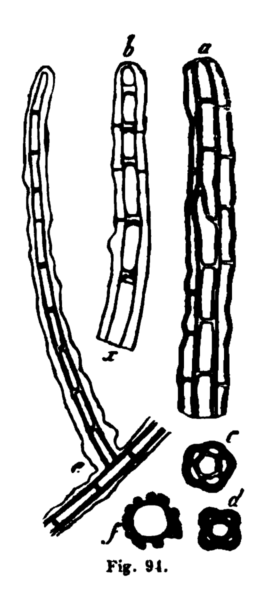


Fig. 94.

Fig. 94. *a—d* Cystocoleus ebeneus Thw. Vergr. 390. *a* Astende, von der Aussenseite gesehen. *b* Solches im optischen Längsschnitt, *x* Gonidienreihe; beides nach Präparaten welche mit Schulze'scher Mischung durchsichtig gemacht sind. *c, d* Querschnitte.

e, f Coenogonium Linkii Ehrb. *e* (Vergr. 390) dünner Thallusast mit einem Seitenzweig, optischer Längsschnitt. *f* Querschnitt durch einen stärkeren Ast, 300mal vergr. nach Schw.

Es ist endlich, insonderheit durch Tulasne, eine Anzahl Flechten beschrieben worden, welche des Lichenenthallus völlig entbehren; so die Genera Abrothallus de Not, Scutula Tul., Celidium Tul., Phacopsis Tul., Sphinctria de Not., u. a. (Körber, Parerg., p. 452). Die Apothecien, Pycniden und Spermogonien dieser Pflanzen sitzen auf einem unbedeutenden, faserigen oder pseudoparenchymatischen Träger dem Thallus anderer Lichenen auf, sie schmarotzen auf demselben. Ihr Gewebe schliesst sich an das ihres Wirthes unmittelbar an, ein in diesen eindringendes Mycelium ist nicht beobachtet worden. Da diese Parasiten der einzigen Organe, deren Besitz die Lichenen von den Ascomyceten auszeichnet, nämlich der Gonidien, ermangeln, so scheint mir kein Grund vorzuliegen, sie zu den Lichenen und nicht zu den Pilzen zu stellen, denen sie auch Montagne (Ann. Sc. nat. T. XVI, 3e Sér., p. 78) angereiht hat.

Capitel 9.

Fortpflanzungsorgane der Flechten.

I. Die Soredien.

Mit dem genannten Namen werden seit Acharius pulverige Massen bezeichnet, welche bei sehr vielen Flechten an die Oberfläche des Thallus treten, oft dicke, polster- oder wulstförmige Körper bildend, regellos über den Thallus zerstreut, oder an bestimmte Orte, z. B. den Rand der Lappen gebunden. Aechte Soredien kommen nur den heteromeren Flechten zu. Beispiele dafür liefern viele Genera, wie Usnea, Bryopogon, Ramalina, Evernia, Imbricaria, Physcia, Parmelia, Pertusaria u. s. f. — man vergleiche die descriptiven Werke. Uebermässige Entwickelung von rundlichen, Apothecien entfernt ähnlich sehenden Soredienhaufen auf krusten- und laubartigem Thallus, mit gleichzeitigem Ausbleiben der Apothecienbildung, bedingt die Entstehung der Formen, welche Acharius in das Pseudogenus Variolaria stellte. Seit Wallroth, Meyer, E. Fries ist die Natur dieser Bildungen allgemein bekannt; Pertusaria-, Parmelia-, Lecanoraarten zeigen, nach Meyer (Flechten, p. 198), die Variolarienbildung vorzugsweise. — Manchen heteromeren Formen, z. B. Lecidea geographica und Verwandten, scheint die Soredienbildung ganz zu fehlen.

Es ist wiederum Schwendener's Verdienst, die ganze Entwickelung der Soredien zuerst klar dargelegt zu haben, nachdem allerdings Tulasne (Mém. p. 24) ihren Bau schon naturgetreu geschildert hatte. Die wohl vorzugsweise durch unzureichende Mikroskope veranlassten, an sich schwer verständlichen Angaben älterer Beobachter erklären sich leicht durch genannte Untersuchungen, und letztere allein sind bei der folgenden Darstellung zu berücksichtigen.

Die Soredien (Fig. 95) entwickeln sich in der Gonidienzone, und zwar (mit Ausnahme von Roccella) dadurch, dass Gonidiengruppen mit eigenthümlichen Hyphen- oder Faserhüllen umgeben werden. Bei der oben beschriebenen Ver-

mehrung der Gonidien bleibt die ursprüngliche Stielzelle unverändert oder theilt sich höchstens durch Querwände. Die Soredienentwickelung beginnt mit der Bildung und Theilung eines Gonidiums. Wo die hieraus entstandene Gruppe der ursprünglichen Stielzelle aufsitzt, treibt letztere eine bis zwei Ausstülpungen,

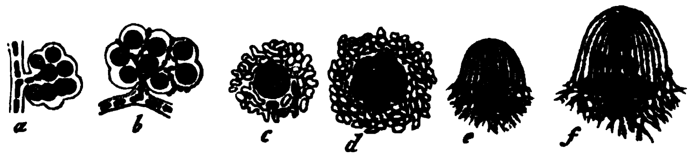


Fig. 95.

welche zwischen die Theilzellen ins Innere der Gruppe eindringen und sich hier, unter Bildung von Querwänden, nach allen Seiten verzweigen (*a*, *b*). Ihre Zweige wachsen gegen die Oberfläche der Gruppe, und auf dieser, den Gonidien fest angeschmiegt weiter, oft wiederum Aeste zwischen die Theilzellen ins Innere zurücksendend. Dieses Wachsthum dauert in der Regel fort, bis jede Theilzelle von einem dichten Geflechte von Hyphen umsponnen ist (*c*), welches entweder faserige oder (Physcia parietina) pseudoparenchymatische Structur erhält. Bei manchen Flechten (z. B. Bryopogon Pannaria) bleibt das Hyphengeflecht unvollständig. Die umsponnenen Gonidien wachsen rasch und theilen sich (*d*), die Theilzellen erhalten wiederum Faserhüllen, welche sie von der ursprünglichen aus umwachsen. Indem dieser Process sich ohne bestimmte Grenze wiederholt, häufen sich die beschriebenen Körper unter der Rinde dergestalt an, dass sie auf dieselbe einen bedeutenden Druck ausüben und sie endlich vortreiben und durchbrechen. Die aus dem oft weit klaffenden Risse hervorbrechende Soredienmasse wird durch ein lockeres Fasergeflecht lose zusammengehalten, welches aus einzelnen, von den Hüllen auswachsenden Hyphenzweigen, die sich zwischen die primären Markfasern einflechten, und auch wohl aus Wucherungen der letzteren besteht. Da die Fasern der Hüllen vorzugsweise der Oberfläche der Gonidien parallel laufen, so trennen sich die Gruppen leicht in der Art, dass die einzelnen, von ihrer Hülle umsponnenen Gonidien isolirt werden.

Schwendener nennt das einzelne Gonidium sammt seiner Hülle Soredium und diese Bezeichnung soll hier beibehalten werden. Die Anhäufungen der in Rede stehenden Organe sind somit Soredienhaufen (**Sori**). Dem ursprünglichen Sinne des Wortes nach bedeutet Soredium allerdings eher den ganzen Haufen.

Auch nach dem Hervorbrechen aus der Rinde und selbst nach der Trennung und Ausstreuung kann die Vermehrung der Soredien auf die beschriebene Weise unbegrenzt weiter gehen; letzteres z. B. in den an beschatteten Orten häufigen gelben oder grünlichen »Soredialanflügen« der Physcia parietina. Bei allen diesen Processen behalten die Gonidien ihre ursprüngliche (im achten Capitel

Fig. 95. Usnea barbata. Soredienentwickelung. Nach Schwendener (Vergr. 500 bis 700). *a* Gonidiengruppe von 8 Zellen, nach Einwirkung von Iod. Verzweigung des eindringenden Stiels beginnend. *b* Aehnliche, ebenfalls mit Iod behandelte Gruppe. Verzweigung des Stiels weiter vorgeschritten. *c* Fertiges Soredium, optischer Längsschnitt. *d* Ebenso, Gonidien wiederum getheilt. *e* Keimendes Soredium, das bereits einen Scheitel gebildet hat. *f* Ebensolches, weiter entwickelt.

beschriebene Beschaffenheit und Farbe. Ein Auswachsen derselben in Hyphen, welches früher oft behauptet wurde, kommt nach den jetzigen Kenntnissen nie vor. Die von der gelbgrünen oder blaugrünen verschiedenen Farben der Soredien, wie die lebhaft gelbe bei Sticta crocata, die bläuliche bei Parmelia caesia u. s. f. rühren nicht von den Gonidien, sondern von ihren Faserhüllen her und kommen in diesen auf dieselbe Weise zu Stande, welche im vorigen Capitel für Mark- und Rindenschicht beschrieben wurde.

Unter geeigneten äusseren Bedingungen vermag sich das Soredium zu einem neuen Thallus zu entwickeln. Auch hierbei bleiben die Gonidien, ausser dass sie sich auch fernerhin theilen, unverändert, wachsen nicht in Hyphen aus. Die Veränderungen betreffen lediglich die fibröse Hülle, deren Elemente sich vermehren, Haftfasern treiben und allmählich die Anordnung und Differenzirung wie im ausgebildeten Thallus annehmen. Bei laubartigen Formen entsteht, wie die Beobachtung an Physcia parietina gezeigt hat, der neue Thallus oft aus der Vereinigung zahlreicher Soredien. Dass jedoch ein einziges Soredium mit einer Gonidie zur Erzeugung eines Thallus genügt, ist nach Schwendener's Beobachtungen bei Usnea unzweifelhaft. An der vom Substrat abgekehrten Seite des einfachenArediums (Fig. 95 *e*, *f*) treibt hier die Faserhülle Aeste, welche nach derselben Richtung und dicht aneinanderschliessend weiter wachsen und in ihrem ganzen ferneren Verhalten mit den Hyphen einer Thallusspitze, wie sie im vorigen Capitel beschrieben wurde, übereinstimmen. Auf der unteren, das Substrat berührenden Seite, treibt die Hülle zerstreute, unregelmässige Aeste, welche als Wurzelhaare den jungen Thallus an jenes befestigen.

Die Soredien von Usnea entwickeln sich nach Schwendener häufig zu Individuen, welche mit dem Mutterthallus verbunden bleiben in Form rechtwinkelig abstehender Aeste (Soredialäste). Von den aus einer Rindenöffnung hervorgetretenen Soredien wächst eines rasch in der soeben beschriebenen Weise, drängt die andern zur Seite und nimmt bald die ganze Breite der Oeffnung ein, sie pfropfartig verschliessend. In seiner weiteren Ausbildung erhält es die Eigenschaften eines Thallusastes, seine Markhyphen dringen gleich denen der Adventiväste in den Medullarstrang des Stammes ein, sich strahlig in demselben ausbreitend; nur die Rinde geht nicht ununterbrochen in die des Stammes über, sondern legt sich dieser blos an.

Die von den übrigen verschiedenen Soredienhaufen von Roccella bestehen nach Schwendener aus einem lockeren lufthaltigen Geflecht vielfach verästelter Fasern, mit Tausenden von zarten Enden und zahlreichen in Vermehrung begriffenen Gonidien. Die Bildung der Soredien scheint auf localen Wucherungen der peripherischen Markhyphen und Neubildung von Gonidien an ihren Zweigen nicht Theilung erstvorhandener) zu beruhen.

Unter den Graphideen kommen bei Opegrapha varia und ähnlichen Rindenbewohnern auf der Oberfläche des Thallus oft mehr oder minder zahlreiche freie rothbraune Gonidien und kurze Gonidienketten vor, welche von einzelnen Hyphen umsponnen sind und hierdurch an die Soredien erinnern. Diese Gonidien sind durchschnittlich grösser als die im Thallus eingeschlossenen, und und vorzugsweise von dem Seite 261 erwähnten rothbraunen Oele erfüllt. Ihr Freiwerden erklärt sich leicht durch die allmähliche Abschuppung der ober-

flächlichen, den Thallus bedeckenden Peridermalagen. Ob sie sich wiederum zu neuen Thallusindividuen ausbilden können, ist unbekannt.

Den Gallertflechten kommen keine eigentlichen Soredien zu, dafür aber Prolificationen, Auswüchse, welche sich von dem Thallus trennen und zu neuen Individuen entwickeln. Dieselben enthalten von Anfang an beiderlei Gewebselemente. Sie sind, wenigstens bei Collema und Verwandten, sehr häufig und stellen die bekannten Körnchen dar, mit denen der Thallus oft bestreut erscheint.

Nach den mitgetheilten Thatsachen sind die Soredien entschieden ungeschlechtliche Propagationsorgane, und zwar, insofern sie aus einer besonderen Entwickelung und Abtrennung von Theilen des Vegetationsorgans hervorgehen, den Brutknospen höherer Gewächse zu vergleichen. Diese Anschauung wird schon von Fries (Lich. Eur. p. LVI) bestimmt ausgesprochen. Die Entwickelung junger Individuen aus den Soredien ist schon seit Micheli vielfach beobachtet worden.

II. Spermogonien.

Tulasne hat in seinem Mémoire sur les Lichens zuerst nachgewiesen, dass unter den Lichenen Spermogonien und Spermatien allgemein verbreitet sind welche denen der Ascomyceten in allen wesentlichen Puncten genau entsprechen Nach den seitdem bekannt gewordenen Erfahrungen der Systematiker, besonders Nylander's, und der Arbeit von Lindsay (Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 22, Part I, p. 101—303, plate 4—15), welche die Darstellung der Spermogonien an einer sehr grossen Anzahl Gattungen und Arten zum Gegenstand hat, kann man jetzt mit Bestimmtheit sagen, dass diese Organe fast allen Genera und Species zukommen. Eine Ausnahme machen unter den genauer untersuchten die Arten der Gattung Solorina, bei welchen noch keine Spermogonien gefunden wurden und in gewissem, unten zu erörterndem Sinne auch Peltigera. Ferner dürften hier Myriangium und Siphula zu nennen sein.

Die Spermogonien kommen bei relativ wenigen »diöcischen« Flechten (z. B. Spilonema Born.) Ephebe pubescens Fr. auf besonderen, nicht apothecientragenden Individuen vor, während andere Individuen nur Apothecien tragen. Bei der überwiegenden Mehrzahl kommen sie mit den Apothecien auf demselben Thallus vor, entwickeln sich gleichzeitig mit diesen oder als Vorläufer derselben und sind, oft in sehr grosser Zahl, entweder ordnungslos über die Thallusfläche zerstreut, oder sitzen (bei Nephroma, Lichina, Cladonia, Sphaerophoron u. a.) ähnlich wie die Apothecien, am Rande des Thallus oder an den Spitzen seiner Zweige.

Alle Flechtenspermogonien sind, gleich den Seite 167 und 168 für viele Pyrenomyceten beschriebenen, Conceptakeln welche nur mittelst eines sehr engen Canals nach aussen münden (Fig. 96). In den meisten Fällen sind sie der Oberseite, bei den soeben genannten Formen (Lichina, Cladonia etc.) dem Rande oder den Spitzen des Thallus eingesenkt, ihr oberer Theil mit dem Mündungsende ragt oft in Form einer Papille vor und ist dann meistens durch dunkle, braune Färbung ausgezeichnet. Die Gestalt der Spermogonien ist entweder rundlich mit glatter einfacher Höhlung, oder letztere ist, wie Seite 167 beschrieben wurde

gyrös ausgebuchtet und gekammert, das Ganze alsdann unregelmässig gelappt. Ueber ihren Bau ist dem a. a. O. und Seite 100 Gesagten nichts Wesentliches hinzuzufügen. — Die äusseren Zelllagen ihrer Wand, welche unmittelbar von den angrenzenden Mark- und Rindenhyphen entspringen, sind oft mit derben, braunen Membranen versehen, die inneren sehr zart, farblos. Von letzteren entspringen, nach der Mitte convergirend und die ganze Höhlung bis auf einen engen Mittelraum ausfüllend, die Spermatien abschnürenden Sterigmen. Diese bestehen je nach den Genera entweder aus einer einzigen (?) gestreckt-cylindrischen Zelle, oder einer ästigen Reihe solcher und bilden dann die Spermatien nur auf den Zellen- und Astenden (Fig. 96 *C*, Sterigmata Nylander); oder sie stellen vielgliedrige Reihen von Zellen dar, die wenig länger als breit sind, und deren jede dicht neben ihrem oberen Ende Spermatien abschnürt (Fig. 96 *B*, Arthrosterigmata Nyl.). Die Spermatien sind kleine, stabförmige, schmal spindelförmige oder schmal längliche Körperchen, von deren Bau, Menge, Entleerung, Keimungsunfähigkeit nach den vorliegenden Untersuchungen Alles gilt, was über die Pilzspermatien im fünften Capitel gesagt wurde, auf welches daher zu verweisen ist. [1])

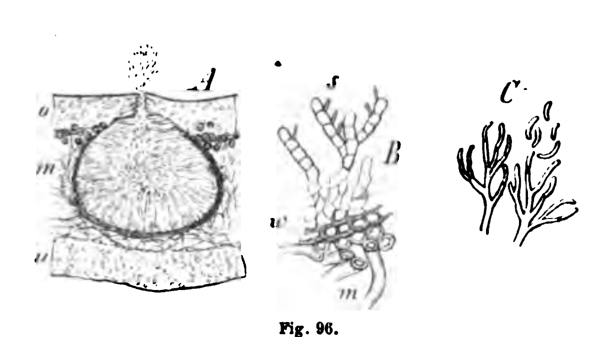


Fig. 96.

Nach Lindsay (l. c.) kommen bei Roccella Montagnei Bél. zweierlei Spermogonien vor: 1) kleine punctförmige, ohne sterile Fäden im Innern und mit sehr zarten gekrümmten Spermatien, und 2) grössere, mit kurzen, ziemlich dicken stabförmigen Spermatien auf langen Sterigmen, zwischen welchen zarte anastomosirende Hyphen verlaufen. Eine ähnliche Dimorphie fand L. bei Opegrapha vulgata Ach.

Gibelli (Sugli org. reprod. del gen. Verrucaria, Mem. Soc. ital. di Sc. natur. Vol. I) gibt an, dass bei einer Anzahl Verrucarieen, besonders bei denen mit einfachen Sporen und paraphysenfreiem Hymenium, keine eigentlichen Spermogonien vorkommen, sondern der untere Theil des Apotheciums von den Asci, der obere von spermatienbildenden Sterigmen ausgekleidet wird; was mit den Angaben anderer Beobachter im Widerspruch steht.

Bei der allgemeinen Verbreitung der Spermogonien ist es fast selbstverständlich, dass dieselben auch bei den Flechten älteren Beobachtern nicht entgangen

Fig. 96. *A*, *B*. Gyrophora cylindrica. *A* Senkrechter Durchschnitt durch die Mitte eines Spermogonium und den angrenzenden Thallus. *o* Obere, *u* untere Rindenschicht, *m* Markschicht des letztern. Vergr. 90. *B* Stück eines sehr dünnen Schnitts durch den Grund eines Spermogoniums, 390mal vergr. *s* Sterigmen mit stabförmigen Spermatien. *w* die braunhäutige, äussere Zellenlage der Wand, *m* Markhyphen. — *C* Sterigmen und Spermatien von Cladonia Novae Angliae Delise, stark vergr., nach Tulasne.

1) Massalongo's Namen Spermatokalia, Erismata und Tromodoblasti für Spermogonien, Sterigmen und Spermatien mögen hier beiläufig erwähnt sein.

sind. Sie wurden von diesen, ähnlich den gleichnamigen Organen der Ascomyceten, vielfach für die Perithecien besonderer (parasitischer) Pyrenomycetenarten gehalten; oder für abortirte oder »anamorphotische« Apothecien, oder für Organe besonderer Flechtenspecies (vgl. Tulasne, l. c. p. 153). Bayrhoffer hielt sie für Apothecienanfänge oder verwechselte sie mit solchen. Kurz vor der ausführlichen Publication ihrer Entdeckung durch Tulasne machte Itzigsohn auf sie aufmerksam als auf die Antheridien der Flechten, in welchen spiralig gewundene, lebhaft bewegliche Spermatozoiden gebildet werden sollten. Letztere traten indessen nur nach Maceration in Wasser auf und erwiesen sich in der Folge als Spirillen, welche sich bei der Fäulniss im Wasser eingefunden hatten. Vgl. Bot. Ztg. 1850, p. 393, 913; 1851, p. 152.)

III. Pycniden. Stylosporen.

Bei ganz einzelnen Flechtenarten hat man Conceptakeln gefunden, welche den Spermogonien ähnlich sind, auf ihren Sterigmen aber grössere Fortpflanzungsorgane, als die Spermatien sind, abschnüren. Sie gleichen hierdurch den Pycniden der Ascomyceten, ihre Producte den Stylosporen dieser, sie werden daher mit den gleichen Namen bezeichnet. Durchaus berechtigt ist diese Benennung für diejenigen Fälle, wo neben den Pycniden noch ächte Spermogonien vorkommen. Ausser den parasitischen, thalluslosen, und wie oben bemerkt wurde, eher zu den Pilzen zu stellenden Genera Scutula und Abrothallus, bei denen Tulasne die Pycniden auffand, gehören hierher nach Lindsay (l. c.) Bryopogon jubatus Kbr., Imbricaria saxatilis und sinuosa Kbr. Gibelli (l. c.) fand Pycniden bei »Verrucaria carpinea Pers.«, Sagedia carpinea Mass., S. Zizyphi Mass., S. callopisma Mass., S. Thuretii Kbr., Pyrenula minuta Näg., P. olivacea Pers., Verruc. Gibelliana Gar. Fuisting fand sie bei Opegrapha varia, Acrocordia gemmata Mass., Acrocordia tersa, Sagedia netrospora Hepp, Sagedia aenea (vergl. Gibelli, Sugli org. reprod. del gen. Verrucaria. Mem. Soc. Sc. nat. Ital. Vol. I). Die Stylosporen sind bei Alect. jubata, Acroc. tersa einzellig, bei den genannten Op. varia, Acr. gemmata, Sagedia und den von Gibelli beschriebenen septirt. Ihre Keimung wurde nicht beobachtet.

Bei Peltigera sind durch Tulasne randständige Conceptakeln bekannt geworden, in welchen ovale, relativ grosse Zellen von Sterigmen abgeschnürt werden. Die Keimung derselben ist nicht bekannt. Tulasne nennt diese Organe Spermogonien, Nylander und Lindsay Pycniden. Anderweitige Spermogonien sind unbekannt, und die das Maass der übrigen Spermatien überschreitende Grösse genannter Zellen der einzige Grund, welchen Lindsay und Nylander zur Zeit geltend machen können. Nach den bei den Pilzen vorliegenden Erfahrungen ist es rein Sache der Willkür, den einen oder den anderen Namen zu wählen.

Bei Lecidea sabuletorum oder einer verwandten Form fand Berkeley angebliche Stylosporen (oder Conidien) nicht in Pycniden, sondern in den Apothecien, zu mehreren nebeneinander den Enden der Paraphysen aufsitzend (vgl. Ann. Mag. Nat. hist. 2d Ser. Vol. IX, und Crypt. Bot. p. 391); — eine Beobachtung, von der Tulasne (l. c. 110) gewiss mit Recht andeutet, dass sie noch sehr der Bestätigung bedarf.

IV. Apothecien.

Die Apothecien der Flechten gleichen sowohl ihrer Form, als ihrer Structur nach theils den Fruchtträgern der Discomyceten, z. B. Pezizen, Hysterien (Lichenes gymnocarpi) theils den Perithecien der Pyrenomyceten (Lich. angiocarpi). Unter Hinweisung auf diese (Capitel 3, 4) können dieselben daher hier kurz behandelt werden

1. Entwickelung und Bau des Apotheciums.

Nach Schwendener's und Fuisting's Untersuchungen kann gegenwärtig für alle Lichenen (Coenogonium ausgenommen) behauptet werden, dass die Entwickelung der Apothecien im Innern des Thallus beginnt; bei den heteromeren meistens (immer?) unterhalb der Rindenschicht, im unteren Theile der Gonidienzone, oder, bei manchen Krustenflechten, in dem tiefsten, dem Substrat unmittelbar angrenzenden Theile des Thallus; bei den hypophlöodischen Graphideen ebenfalls in letztgenannter Region; bei den Gallertflechten, denen sich Ephebe und Verwandte anschliessen wird, eine Strecke weit innerhalb der Oberfläche.

Die erste Anlage der gymnocarpen Apothecien ist bei den untersuchten heteromeren Formen ein rundliches, kleines (bei Lecanora cerina Hedw. z. B. kaum $^1/_{100}$ Mm. grosses) Knäuel ordnungslos verflochtener Hyphen, von dessen ganzer der Rinde zugekehrter (äusserer) Seite sich sehr frühe ein dichtes Büschel nach aussen gerichteter, zarter und verzweigter Fäden, die ersten Paraphysen erheben. Eine äusserste, oben offene, je nach dem Einzelfalle verschieden mächtige Schicht solcher Fäden umgibt das Paraphysenbüschel und verläuft in die Oberfläche des primären Knäuels; diese Schicht ist als Excipulum zu bezeichnen, freilich nicht ganz in dem Sinne, in welchem die bisherige beschreibende Lichenologie dieses Wort gebraucht. Das Excipulum entsteht entweder gleichzeitig mit den ersten Paraphysen, so zwar, dass die äussersten Reihen des Büschels zu den Fasern des Excipulums werden (Placodium, Lecanora, auch wohl Lecidea u. s. w.), oder das Excipulum ist früher als die Paraphysen vorhanden Blastenia ferruginea Huds. nach Fuisting). Indem nun die Fäden des primären Paraphysenbüschels in die Länge wachsen und neue, sich senkrecht zwischen die ersten einschiebende Aeste treiben; indem ferner das Excipulum durch Bildung neuer, sich einschiebender Fasern seine Fläche überall vergrössert; indem dasselbe endlich durch Neubildung in seinem Rande wächst und innerhalb dieses fortwährend neue Hyphenzweige treibt, welche den primären Paraphysen gleich sind und sich diesen aussen anlegen; indem alle diese Processe gleichzeitig erfolgen, wächst das junge Apothecium durch Neubildung in die Höhe und Dicke. In dem unteren Theile des ursprünglichen Paraphysenbüschels dauert die Einschiebung neuer Zweige eine Zeitlang in der Art fort, dass aus dem zuerst parallelfaserigen ein unordentlich verflochtenes, von dem primären Knäuel nicht mehr unterscheidbares Geflecht entsteht. Der Neubildung folgt unmittelbar Vergrösserung durch Ausdehnung der vorhandenen Elemente. Das ganze Wachsthum ist am ersten in der Mitte des Apotheciums vollendet, am längsten, und oft lange nach dem Hervortreten des Apotheciums an die Thallusoberfläche, dauert es in dem oberen Rande des Excipulums und dicht unterhalb desselben in der bezeichneten Weise fort, hier werden daher dem Apothecium andauernd neue Formbestandtheile durch Apposition hinzugefügt.

Die Asci entstehen nach Schwendener und Fuisting in eigenthümlicher Weise.

Schon in dem jugendlichen Knäuel und zwischen den ersten Anlagen der Paraphysen sieht man dickere, protoplasmareiche, querwandlose Hyphen mit zahlreichen Verzweigungen zwischen die übrigen eingeflochten (Fig. 97 *sh*). Aufrechte, zwischen die Paraphysenenden sich einschiebende Astenden dieser Hyphen werden zu den keulenförmigen Asci, — daher Schlauchfasern, Schlauchhyphen. Die Schlauchfasern sind von den Paraphysen besonders leicht zu unterscheiden dadurch, dass sich ihre Membran, nach Einwirkung von Kali, durch Iod blau färbt, während die jener farblos bleibt. Schon frühe verschwinden sie aus dem unteren Theile der Apotheciumanlage und bleiben nur in einer schmalen Schicht erhalten, welche der Oberseite des Apotheciums parallel läuft und da liegt, wo die unteren Enden der reifen Asci befestigt sind. In dieser Schicht verästeln sie sich in centrifugaler Richtung in dem Maasse als der Rand des Excipulums wächst und senden neue Asci zwischen die neugebildeten Paraphysen. Die ersten Asci treten im Centrum des Apotheciums auf. Ein genetischer Zusammenhang zwischen den Schlauchfasern und den übrigen Hyphen ist nach Schwendener und Fuisting nicht zu finden. Beide bilden gesonderte, nur durcheinandergeflochtene Systeme. Ob dies bei allen Flechten der Fall und welches der erste Ursprung der Schlauchfasern sei, ist noch aufzusuchen.

Die beschriebenen Theile setzen das fertige Apothecium zusammen (siehe Fig. 97). Nach dem Angeführten ist an demselben zu unterscheiden: 1) Excipulum, 2) die Schicht, in welcher die Schlauchfasern verlaufen: Subhymenialschicht (Hypothecium nach Fuisting), 3) Hymenium: die über der Subhymenialschicht liegende Schichte, bestehend aus den parallelen Paraphysenenden (Paraphysen κατ' ἐξοχην) und Ascis (Thalamium, Lamina proligera, sporigera, Fruchtschicht der Systematiker), 4) die durch späteres Wachsthum oft

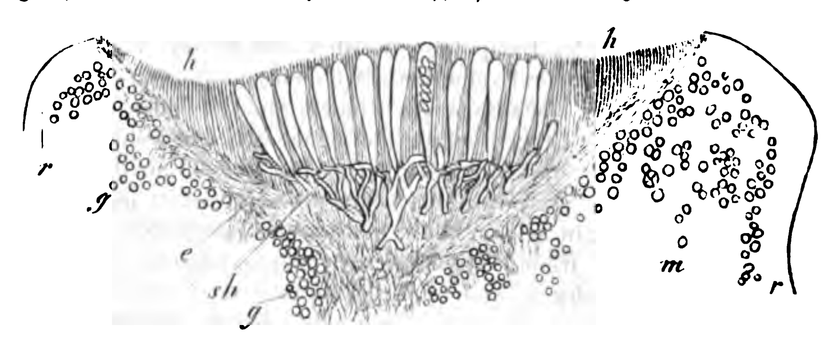


Fig. 97.

mächtig entwickelte, unter der Subhymenialschicht liegende Masse: aus den Hyphen gebildet, deren Aeste in dem Hymenium als Paraphysen endigen, und

Fig. 97. Lecanora subfusca. Senkrechter Durchschnitt durch die Mitte eines jungen Apotheciums. Vergr. 190. Der Schnitt ist durch Behandlung mit Ammoniak derart gequollen, dass die Hymenialfläche bedeutend grösser ist als im frischen Zustande. Die Ausführung der Figur ist insofern schematisch, als eine Anzahl Asci zwischen den vorhandenen weggelassen, die Schlauchfasern deutlicher als sie auf Durchschnitten in der Regel hervortreten, die Paraphysen und die Hyphen des Excipulum nur durch Striche dargestellt sind. *h-h* Hymenium. *sh* Schlauchhyphen, von denen die Asci entspringen. *e* Excipulum. *r* Rindenschicht. *m* Mark. *g*, d. h. alle die runden Körper, Gonidien des das Excipulum umgebenden Thallusrandes.

den Resten des primären Knäuels. Nach der üblichen Terminologie wird diese Gewebsmasse Hypothecium, auch Excipulum genannt; sie ist im fertigen Zustande, der Natur der Sache nach, von dem Excipulum oft schwer oder kaum zu unterscheiden.

Früher oder später wölbt das sich vergrössernde Apothecium die darüber liegenden Thallusschichten empor und durchbricht sie schliesslich, so dass mindestens das Hymenium frei liegt. Die bedeckenden Thallusschichten verhalten sich hierbei entweder so zu sagen passiv, sie werden durch das wachsende Apothecium zur Seite gedrängt, zerreissen über der Oberseite des Apotheciums, und die Stücke sterben ab, das Hymenium und der Rand des Excipulum treten über die Thallusoberfläche, in letzterem dauert auch nach dem Hervortreten das Wachsthum fort (Apothecia lecidina, biatorina). Oder die den Rand des Excipulums umgebende Thallusportion wächst mit diesem, so dass die Aussenfläche des Excipulums bedeckt bleibt von einem aus Mark, Rinde und Gonidienzone bestehenden Thallusüberzug, welcher entweder bis zu dem Rande des Excipulums reicht (Apothecia lecanorina) oder von diesem überragt wird (Apoth. zeorina, eine, wie Schwendener mit Recht urgirt, nicht durchführbare Unterscheidung). In dem ersten Falle hat das Apothecium ein Excipulum proprium nach dem üblichen Sprachgebrauch, welches entweder einen leisten- oder wulstförmigen Rand um das Hymenium bildet, oder durch starke Wölbung des letzteren zurückgeschlagen und bei dem unversehrten Apothecium undeutlich wird (Lecidea, Biatora). In dem zweiten Falle redet die übliche Terminologie von einem Excipulum thallodes, richtiger von einem (das eigentliche Excipulum einschliessenden) Thallusrande oder Thalluswulst. Das Excipulum ist hier dem Markgeflecht eingesetzt, in dieses nicht selten später Hyphenzweige sendend, »wie Wurzeln in den Boden«. Die das Apothecium umgebenden Markhyphen bilden bei vielen Formen später zahlreiche Gonidien, so dass dessen Basis und Excipulum einer Gonidienzone aufgesetzt erscheinen.

Die Entwickelungsgeschichte, welche hier zu skizziren versucht wurde, gründet sich zunächst auf eine Reihe eingehender, von den genannten beiden Autoren mitgetheilter Untersuchungen an Arten von Placodium, Lecanora, Zeora, Callopisma, Lecidea, Blastenia, Bacidia, Pannaria. Nach den vorliegenden vereinzelten und durch ausgedehnte Untersuchungen noch zu vervollständigenden Daten kann jedoch wohl mit Bestimmtheit behauptet werden, dass das gymnocarpe Apothecium überall in wesentlich der gleichen Weise als Neubildung im Thallus entsteht, und wesentlich die gleiche Organisation zeigt. Die grosse Mannigfaltigkeit der Formen, in denen es bei den verschiedenen Genera auftritt, wird sich auf die verschiedene relative Mächtigkeit der einzelnen Theile und reine Gestaltdifferenzen reduciren. Für die Parmeliaceen, die Collemen kann dies wohl mit aller Sicherheit behauptet werden. Ebenso im Wesentlichen für Peltigera und Solorina, wo das schildförmige, unberandete Apothecium unter der Rindenschicht, in der Gonidienzone entsteht und jene frühe wie ein Schleier abgehoben wird und abfällt (vgl. Tulasne, Mém. pl. 8). Die Stiele des Apotheciums von Baeomyces Nyl., Calycium und Verwandten sind offenbar nichts weiter als die stark gestreckte, das Hymenium weit über den Thallusrand emporhebende Basalportion des Hypotheciums. Die unberandeten Apothecien zeigen theils ein dünnes, der oberflächlichen Betrachtung entgehendes, theils ein Excipulum, welches durch starke

Wölbung der Hymenialschicht zurückgebogen und von den peripherischen Hymeniumtheilen bedeckt wird (Lecidea spec., Megalospora). Im Grunde gilt dasselbe für die Apothecien (Lirellae) der Graphideen, hinsichtlich welcher ich auf Fuisting's Dissertation verweise. Auch die wirklich exceptionellen Fälle schliessen sich nahe an die typischen an. Hervorzuheben ist von solchen Phialopsis rubra, bei der das mächtig entwickelte Excipulum anfangs ringsum geschlossen ist und später erst, durch Zerreissen und Absterben des oberen Theils geöffnet wird (seine erste Entstehung ist noch unbekannt). Vergl. Fuisting, l. c.

Auch bei Coenogonium findet, nach Schwendener's Untersuchungen, die Apothecienentwickelung wesentlich nach dem beschriebenen Typus statt, nur wegen der eigenthümlichen Structur des Thallus (vgl. Seite 270) nicht im Innern, sondern an der Oberfläche dieses. Ueber einem kurzen, ein- bis zweizelligen Aste der confervenartigen Gonidienreihe verästeln und verflechten sich die peripherischen Hyphen zu einem runden Knäuel, an dessen dem Thallus abgekehrter Seite die Differenzirung in Hymenium und Excipulum stattfindet. Von der Basis des in allen Theilen wachsenden Apotheciums wachsen zahlreiche Hyphen gegen den Thallusast, an dem es entstand, und gegen andere benachbarte, um es an diese zu befestigen, wie ein selbständiges Gewächs an dem Boden befestigt ist. — Karsten's an sich schwer verständliche Angaben (Geschl. d. Pfl. p. 42), nach welchen der einzellige Ast der Gonidienreihe der Centralzelle eines »Archegoniums« entsprechen, von den ihm anliegenden Hyphenzweigen befruchtet werden, und in Folge hiervon die Elemente des Hymeniums durch endogene Zellbildung erzeugen soll, fand Schwendener nicht bestätigt, und den Resultaten dieses mit der Entwickelungsgeschichte der Lichenen vorzugsweise vertrauten Beobachters ist umsomehr Gewicht beizulegen, als sie in klarer Weise zeigen, wie die in Rede stehenden Apothecien mit anderen ebensowohl im jugendlichsten wie im fertigen Zustande übereinkommen.

Für weitere Eigenthümlichkeiten einzelner Genera, insonderheit die eigenthümlichen Prolificationen der Hymenialfläche von Gyrophora, ist auf die descriptive Litteratur und besonders auf Schwendener's zu citirende Arbeiten zu verweisen.

Ueber die Entwickelung der angiocarpen Apothecien hat Fuisting eine Anzahl von Beobachtungen mitgetheilt, und diese scheinen eine grosse Aehnlichkeit mit der Seite 98 dargestellten Perithecienentwickelung der Xylarien zu ergeben. In den tieferen Schichten des Thallus erscheint ein Faserknäuel, und von diesem erhebt sich ein Bündel paralleler Hyphen, welches senkrecht gegen die Oberfläche und bis zu dieser hin wächst. Das Gewebe des hierdurch entstehenden, etwa flaschen- oder kegelförmigen Körpers differenzirt sich alsbald in eine mittlere Portion, welche nach und nach zu Grunde geht, und eine äussere, die das allmählich wachsende Excipulum darstellt. Im Grunde des Excipulums sprossen die Theile des Hymeniums auf der Innenfläche hervor, in dem oberen Theil entsteht schon bei der ersten Differenzirung ein enger Mündungscanal. Mehr kann ich aus dem dunkeln Dissertationslatein nicht entziffern. Die Asci entwickeln sich wie bei den gymnocarpen Formen. In dem Mündungscanal von Pyrenula, in demselben und dem oberen Theile des Conceptaculums von Verrucaria, Thelidium, Endopyrenium, Endocarpon entwickeln sich von der Wand nach innen gerichtete zarte Haare, zwischen denen keine Asci stehen, und welche

Nylander „Filaments ostiolaires, Fuisting Periphysen nennt. Sie gleichen bei Endocarpon miniatum, wo ich sie untersuchte, in ihrer Anordnung genau denen im Perithecium und Mündungscanale von Xylaria. Das Hymenium entsteht an den von Periphysen nicht occupirten Theilen der Innenfläche. Es zeigt bei Pyrenula Paraphysen zwischen den Ascis, bei den anderen genannten Genera nur letztere, ohne Paraphysen. Bei Sagedia, Acrocordia, Lembidium, Segestrella unterbleibt die Bildung des Mündungscanals. Die schwarze Wand der fertigen angiocarpen Apothecien besteht theils aus den äusseren Lagen des Excipulums, theils aus den veränderten angrenzenden Thalluselementen.

In den Apothecien von Stigmatomma cataleptum kommen Gonidien vor, welche den Raum zwischen den Periphysen ausfüllen. Fuisting hat es wahrscheinlich gemacht, dass dieselben durch Theilung von Thallusgonidien entstehen, die in den ursprünglichen Faserknäuel mit eingeschlossen werden. Die Gonidies hyméniales, welche Nylander (Syn. p. 47) bei einigen anderen, mit der genannten Flechte verwandten Arten fand, dürften den gleichen Ursprung haben.

Auch von angiocarpen Flechten sind die Apothecien vielfach noch nicht hinreichend genau, zumal auf die Entwickelungsgeschichte, untersucht.

Einen ganz anomalen, sowohl von den angiocarpen als gymnocarpen verschiedenen Bau besitzen die Apothecien von Myriangium Mont. et Berk. Den Beschreibungen zufolge liegen die länglichen oder rundlichen Asci einzeln und ordnungslos einem unregelmässigen Pseudoparenchym eingebettet. (Nylander, Syn. p. 139, Tab. IV).

Die mannigfaltigen Färbungen der Apothecien gehören jedenfalls der Mehrzahl nach den Zellenmembranen an; die der Hymeniumoberfläche öfters einer derselben aufgelagerten structurlosen Masse, welche einer Desorganisation der Paraphysenendzellen ihre Entstehung zu verdanken scheint. Andere, wie der graue Reif auf dem Hymenium von Roccella, Hagenia ciliaris, scheinen sich den körnigen Einlagerungen, welche beim heteromeren Thallus beschrieben wurden, anzuschliessen; sie bedürfen jedoch noch sämmtlich genauerer Untersuchung.

Sämmtliche dem Apothecium eigene Theile sind aus fest und lückenlos verbundenen Formelementen gebildet, und diese haben, ähnlich denen in den lückenlosen Theilen des Thallus, dicke, gallertartige Membranen. Auf Durchschnitten erscheinen die Lumina derselben, insbesondere der Paraphysen, oft einer anscheinend structurlosen, massigen, durchscheinenden Gallerte eingebettet. Durch Anwendung von Ammoniak oder Kalilösung lassen sich, wie beim heteromeren Thallus, die einzelnen Hyphen am besten isoliren. Die Gallertmembranen des Hymeniums werden vielfach durch wässerige Iodlösung sofort intensiv blau gefärbt. Auch das Hypothecium nimmt an dieser Färbung oft Theil. Durchschnitte durch ältere Hymenien scheinen sehr oft ihrer ganzen Ausdehnung nach blau zu werden, höchstens mit Ausnahme der Paraphysenenden. Wenn man jedoch die einzelnen Elemente durch Ammoniak oder Kali von einander trennt, oder sehr dünne Querschnitte oder junge, noch nicht schlauchführende Theile des Hymeniums untersucht, so zeigt sich, dass die Membranen der Paraphysen ihrer ganzen Ausdehnung nach nicht blau werden. Die Färbung tritt nur an den Membranen der Asci und Schlauchhyphen auf, sowohl den jüngeren, als den bereits entleerten, mehr oder minder desorganisirten. Dies gilt auch für diejenigen

Arten, für welche (Tulasne, Mém.) ein Blauwerden der Paraphysen angegeben wird, wie Physcia parietina, Parmelia stellaris; Peltigera aphthosa, horizontalis, es kann daher als allgemeine und vielleicht ausnahmslose Regel angenommen werden, dass besagte Färbung immer nur von den Ascis und ihren Trägern herrührt.

2. Asci und Sporen.

1. Die Asci sind nach Gestalt und Bau den keulenförmigen der Ascomyceten gleich, mit verschieden dicker, oft sehr mächtiger und undeutlich geschichteter Membran versehen, die bei Verletzung ähnliche Quellung in die Dicke zeigt, wie die Seite 109 beschriebene. Ein longitudinaler Porencanal findet sich in ihrem verdickten Scheitel bei Pertusaria und wohl auch anderwärts. Jene eigenthümliche Streckung der Innenschicht, wie sie gerade den flechtenähnlichsten Pyrenomycetenschläuchen eigen ist (Fig. 57), kommt bei Lichenen nicht vor. Die Membran ist meist deutlich gelatinös und fest mit der der umgebenden Paraphysen verklebt, was die Isolirung unversehrter Schläuche oft erschwert. Das Protoplasma der Flechtenasci ist in den meisten Fällen reich an Oeltröpfchen, es erfüllt, wie es scheint, vor der Sporenbildung immer den ganzen Schlauch von oben bis unten.

Die Sporen entstehen simultan innerhalb des Protoplasma. Ihre ersten Anfänge erscheinen als höchst zart umschriebene Zellen, welche, wie im ersten Abschnitt des vierten Capitels beschrieben wurde, allmählich die Eigenschaften der fertigen Spore annehmen. Bei der Schwierigkeit, die Asci in grösserer Menge zu isoliren und der gerade bei den grössten und leichtest isolirbaren besonders starken Trübung des Protoplasma durch Oeltröpfchen, ist es sehr schwer, die ersten Stadien der Sporenentwickelung vollständig und genau zu verfolgen. Alle bekannten Zustände deuten jedoch auf eine Uebereinstimmung des Entwickelungsprocesses mit dem der Ascomyceten hin. Besonders deutlich wird diese angezeigt dadurch, dass es wenigstens in manchen Fällen möglich ist, vor der Sporenbildung den primären Zellkern in den Schläuchen nachzuweisen. Ich fand ihn bei Lecidella enteroleuca, Pertusaria leioplaca, Lecanora pallida, Sphaerophoron coralloides (Fig. 98 *a*) in der Form und constanten Stellung, welche Seite 104 für Peziza tuberosa u. A. beschrieben ist, und bei fernerem Suchen wird man ihn sicherlich vielfach finden. In den jungen Sporen konnte ich nie einen Kern sehen, und es ist nach den Abbildungen unzweifelhaft, dass die derb contourirten Körper, welche von Schleiden (Grundz. II) und nach ihm von Anderen (Buhse, Schacht) für Kerne gehalten wurden, nichts anderes sind als entweder Oeltropfen oder die jungen Sporen selbst.

Die Zahl der in einem Ascus gebildeten Sporen ist auch hier in den meisten Fällen 8. Ausnahmen von dieser Regel finden sich wie bei den Pilzen, z. B. typisch einsporige oder ein- bis zweisporige bei Umbilicaria, Megalospora Mass., typisch zwei- bis drei-, oder vier- bis sechssporige bei mehreren Pertusarien, typisch vielsporige, oft mit hundert und mehr Sporen bei den Massalongo'schen Genera Bactrospora, Acarospora, Sarcogyne u. s. w. Die neueren descriptiven Arbeiten zählen bekanntlich diese Verhältnisse mit besonderer Genauigkeit auf.

Es ist ein Irrthum, wenn nach Schleiden vielfach angegeben wird, dass bei

weniger als acht Sporen in einem Schlauche ursprünglich acht angelegt, aber nur einige von diesen ausgebildet worden. Gerade bei der von Schleiden angeführten Megalospora sanguinaria (»Lecidea sanguinea« Schleid.) und bei den oligosporen Pertusarien sind die ersten Anlagen der Sporen von den ausgebildeten der Zahl nach nicht oder nur wenig verschieden.

Soweit meine Beobachtungen reichen, werden die Sporen eines Ascus immer gleichzeitig angelegt. In ihrer Ausbildung kommen dagegen weit häufiger als bei den Ascomyceten mit simultaner Sporenbildung Ungleichheiten vor, was darin seinen Grund haben mag, dass bei der langsameren Entwickelung die Ausbildung des Flechtenascus häufigere Störungen erleiden kann, als die der Pilzasci. Man findet daher oft Sporen sehr ungleicher Entwickelung in einem Schlauche, und dieses hat die Annahme succedaner Anlegung veranlasst (Schacht, Anat. d. Gew. I, 75). Sehr oft bleiben von mehreren Sporen in einem Ascus eine oder einige ganz unentwickelt und werden zuletzt mit den reifen entleert als kleine, keimungsunfähige Kümmerlinge mit dünner Membran und wasserhellem Inhalte. Tulasne führt solches für Urceolaria, Calycium u. a. an, ich fand es bei vielen Formen, besonders auffallend z. B. bei Ochrolechia tartarea, immer jedoch als eine keineswegs typische, sondern nur diesem oder jenem Ascus zukommende Erscheinung. Ein typischer Abort scheint nach Tulasne's Beschreibung bei Collema cheileum vorzukommen, indem hier der reife Ascus immer (?) verkümmerte, wasserhelle neben ausgebildeten Sporen enthält, erstere oft unregelmässig mit einander oder den letzteren verklebt. Die »Hörner, Spitzen oder sonst wunderlichen Auswüchse«, welche nach Schleiden und Buhse an den Sporen von Megalospora sanguinaria dadurch entstehen sollen, dass sich abortirende an die ausgebildeten ankleben, existiren an frischen, reifen Exemplaren nicht. Möglich, dass keimende Sporen oder, wie nach Lindsay's Abbildung Brit. Lich. pl. XIV) wahrscheinlich ist, unreife, mit anhängendem Protoplasma eingetrocknete jene Angabe veranlasst haben.

Hinsichtlich des Baues der reifen Spore ist hier auf das über die Pilzsporen Gesagte zu verweisen (Seite 126). Wesentliche Verschiedenheiten von diesen kommen nicht vor, und die zahllosen Variationen in Gestalt, Grösse und Specialstructur zu beschreiben, ist eine neuerdings mit Vorliebe, allerdings nicht immer mit Glück betriebene Aufgabe der Systematik. Eine sehr gute Uebersicht geben die Umrisszeichnungen in Hepp's Lichenes exsicc. und »Abbildung und Beschreibung der Sporen der Flechten Europas.«

Je nach Gattungen und Arten sind auch hier die Sporen entweder einfache Zellen oder septirt (vgl. Seite 124). Die Bildung der letzteren aus ihrer ursprünglich einfachen Mutterzelle erfolgt durch gewöhnliche Zelltheilung, und es ist überhaupt von den Flechtensporen keine Erscheinung bekannt, welche sich nicht an der Hand der elementarsten Lehrsätze von Zellbildung, Zelltheilung, Membranverdickung leicht verstehen liesse. Insonderheit ist die ganze Körber'sche Sporoblastenannahme und Sporoblasten-Terminologie theils unrichtig, theils überflüssig. Uloth hat neuerdings (Ber. d. Oberhess. Ges. f. Naturk. 1865, p. 146) die Entwickelung einer Anzahl von septirten Sporen richtig dargestellt, die Structur der sogenannten »blasteniosporischen« hat er gleichfalls offenbar verkannt, dieselben sind (wenigstens bei Physcia parietina) nichts weiter als farblose Sporen, deren Lumen in der Mitte durch eine wulstige Verdickung der

Membran stark verengert und an der engsten Stelle durch eine sehr zarte Querwand getheilt ist.

Die verschiedenen Färbungen der Sporen gehören immer dem Episporium an; wenigstens erscheint der Inhalt der einzelnen Spore unter dem Mikroskop immer farblos oder kaum gelblich, bläulich u. s. w. Auffallend selten kommen auf der Aussenfläche des Epispors Unebenheiten vor: Einige Solorina-Arten (S. saccata) und Pannarien (P. hypnorum nicht nur, sondern auch P. brunnea, triptophylla) mit warziger, Thelotrema exanthematicum mit feinstacheliger Oberfläche, sind die wenigen bisher beschriebenen Beispiele hierfür. Gelatinöse Appendices kommen nicht vor, wohl aber in einer Reihe von Fällen weich-gelatinöse Umhüllungen (Aussenschichten) der ganzen Spore, z. B. Pertusaria, Verrucariae Spec. (vgl. Tulasne, Mém., Nylander, Syn. p. 33.)

2. Ausstreuung der Sporen. Die reifen Asci zeigen in Beziehung auf Vertheilung und endliche Befreiung der Sporen ein zweifaches Verhalten. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Flechten sind die reifen Sporen in dem relativ weiten Schlauche in wässeriger Flüssigkeit suspendirt, wie bei den Ascomyceten, und werden zuletzt aus der aufreissenden Spitze des Schlauches hervorgeschleudert. Die Schläuche entleeren sich einer nach dem andern, ein plötzliches Stäuben findet nicht statt, was in dem Umstande begründet sein dürfte, dass die reifen Asci auch bei den gymnocarpen Apothecien niemals über die Hymeniumoberfläche vorragen, sondern höchstens so lang, meistens jedoch etwas kürzer sind als die Paraphysen. Die Ejaculation findet mit nicht unbeträchtlicher Kraft statt: die Sporen werden, nach Tulasne's Messungen, bis auf 1 Cm. Entfernung fortgeschleudert. Sie geschieht sowohl bei den gymnocarpen als angiocarpen Apothecien. Wie bei den Ascomyceten wird mit den Sporen eine Quantität Inhaltsflüssigkeit, die unverbrauchten Körnchen, abortirte Sporen, welche in dieser enthalten sind, ausgespritzt. Der Mechanismus der Ejaculation ist ein ähnlicher, doch nicht genau der gleiche, wie der oben für die Discomyceten beschriebene. Wie Tulasne gezeigt hat, findet die Ausschleuderung statt, wenn das Apothecium feucht, von Wasser durchdrungen wird. Es muss hierbei die Menge der Inhaltsflüssigkeit im Ascus und somit der von innen auf seine Membran ausgeübte Druck vermehrt werden. Andererseits aber quellen die Gallertmembranen der Paraphysen und entleerten Schläuche gewaltig auf und zwar, wie Durchschnitte zeigen, vorzugsweise in der Richtung der Hymenialfläche. Die hierdurch bedingte Flächenausdehnung des Hymeniums findet aber einen Widerstand theils in dem Thallus, wenn es diesem eingesenkt ist oder aufliegt, theils, wie Tulasne gezeigt hat, in dem Excipulum und Thallusrande; denn diese krümmen sich bei Einsaugung von Wasser energisch in dem Sinne, dass sie der Flächenvergrösserung des Hymeniums entgegen wirken. Hiernach erleidet der flüssigkeitserfüllte Ascus einen hohen Druck von aussen auf allen Puncten seiner Seitenwand, und in diesem ist eine Hauptursache der Ejaculation zu suchen. Die leeren, gallertartig weichen Schlauchmembranen werden meistens sofort von den Seiten her zusammengedrückt und sind oft schwer aufzufinden. Sie tragen jedenfalls sehr viel bei zur Bildung der homogenen, durch Iod blau werdenden Gallertmasse älterer Hymenien. Wegen des frühen Undeutlichwerdens der Membranen ist es schwer, die Form, in welcher sie bei der Entleerung aufreissen, sicher zu er-

mitteln. Bei Pertusaria gelingt es am leichtesten, zu sehen, dass ihr Scheitel durch einen kurzen, über seine Mitte laufenden Längsriss zweiklappig gespalten wird; bei Peltigera, Umbilicaria, Urceolaria scheint nach Tulasne's Darstellung ein Zerreissen der Länge nach in mehrere kurze Lappen stattzufinden.

Verschieden von der beschriebenen Mehrzahl der Lichenen verhalten sich die Asci von Sphaerophoron (Fig. 98), Acroscyphus, den Calycieen, Lichina, Paulia, wie Montagne (Ann. Sc. nat. XV. 2. Ser. 1841), Fresenius (Flora 1848, p. 753) und Tulasne (Mém. p. 77) gezeigt haben. Eine Ejaculation findet hier gar nicht statt. Die jugendlichen Sporenanlagen werden früh den engen, zarten Ascis fast gleich breit und ordnen sich in eine einfache, oder stellenweise doppelte ununterbrochene Reihe in dem oberen Theile des Schlauches, von dessen Wand nur durch eine dünne Lage Protoplasmas (oder Epiplasmas) getrennt (*a*, *b*). Indem sie sich hierauf in höherem Maasse, als die umgebende Schlauchwand ausdehnen und das Protoplasma verschwindet, füllen sie die Wand zuletzt völlig aus, als eine zarte, zwischen je zwei Sporen oft eingeschnürte Scheide (*c*). Bei Sphaerophoron, den meisten Calycieen, zerbröckelt diese zuletzt, die Sporen werden hierdurch von einander getrennnt und häufen sich als ein lockeres Pulver auf der Hymeniumfläche an. Bei Lichina und Paulia bleiben die Sporen fest vereinigt, wie sie aus den Conceptakeln herauskommen, ist nicht bekannt. Nach Untersuchungen an Sphaerophoron und Acolium ocellatum ist es mir kaum zweifelhaft, dass die Sporen noch nach ihrer Trennung zu wachsen fortfahren, denen von Elaphomyces vergleichbar (vgl. Fig. 98, *c* und *d*).

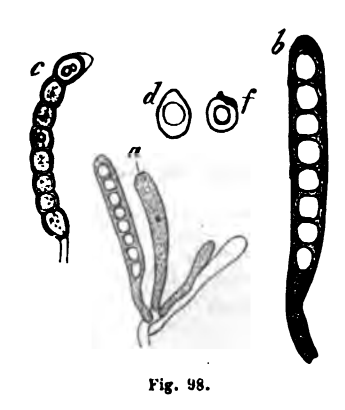


Fig. 98.

3. Die Keimung der Flechtensporen hat wohl schon Meyer (Entw. d. Fl., p. 175) gesehen, mit besseren Mikroskopen wurde sie für einzelne Fälle von Buhse, von Holle beobachtet; ausgedehntere genaue Untersuchungen verdankt man auch hier erst Tulasne. Seine Beobachtungen erstrecken sich auf Arten aus den Genera Peltigera, Solorina, Parmelia, Physcia, Endopyrenium, Collema, Lecanora, Lecidea, Verrucaria, Sphaerophoron, Ochrolechia, Opegrapha, denen die viel untersuchte Hagenia ciliaris, Graphis scripta, hinzuzufügen ist. Die Keimung erfolgt nach Aussaat auf feuchten Boden, auch feuchten Objectträger. Sie besteht bei fast allen untersuchten Flechten in dem Austreiben eines oder zweier Keimschläuche aus jeder Sporenzelle, und die hierbei stattfindenden Erscheinungen sind sowohl bei septirten als unseptirten Sporen den für die Pilze

Fig. 98. Sphaerophoron coralloides P. *a* junge Asci. *b* der eine derselben stärker vergr. *c* Fast reifer Ascus. *d* Umriss einer freien, reifen Spore. *f* Umriss einer solchen, von der das violettschwarze Epispor bis auf ein kleines Stückchen abgelöst ist. — *b* etwa 700-, die übrigen alle 390mal vergr.

bekannten so vollständig gleich, dass dem auf Seite 148 und 149 Gesagten hier nichts hinzuzufügen ist.

Eine kleine Anzahl von Flechten, nämlich die Genera Ochrolechia Mass., Megalospora Mass. und Pertusaria zeigt Keimungserscheinungen, welche auf den ersten Blick von denen der übrigen total verschieden sind.

Die Sporen dieser Genera (Fig. 99) sind ungemein gross, unseptirt, oval oder elliptisch, mit Oeltropfen dicht erfüllt und mit derber, oft vielschichtiger, farbloser Membran versehen. Jede treibt beim Keimen gleichzeitig zahlreiche — bis 100 — schlanke Keimschläuche, welche entweder von der ganzen Oberfläche der Spore, oder (bei Pertusaria) nur von der dem Substrat zugekehrten Seite entspringen. Einmal gebildet zeigen diese Schläuche keine besonderen Eigenthümlichkeiten. Die Entstehung eines Keimschlauches beginnt mit dem Auftreten eines engen, von dem Innenraum der Spore senkrecht zur Oberfläche gerichteten Porencanals in den inneren Membranschichten (Endosporium); dieser ist, soweit irgend erkennbar, eine Neubildung, nicht etwa eine Erweiterung eines von Anfang an vorhandenen. Innerhalb der äusseren Membranschichten

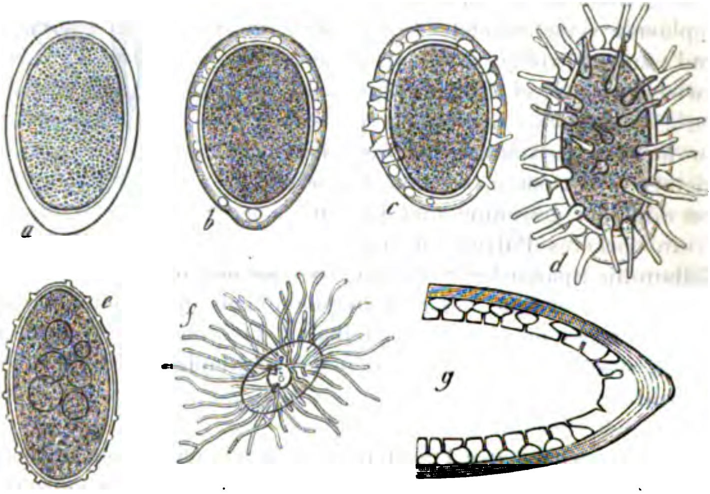


Fig. 99.

und auf Kosten dieser dehnt sich das Ende des Canals zu einem linsenförmigen oder kugeligen Hohlraum aus, in welchem sich homogenes Protoplasma ansammelt und welcher alsbald mit einer eigenen, sehr zarten Membran umgeben erscheint, als ein Bläschen, das sich nach aussen zu dem Keimschlauch verlängert und das Episporium durchbohrt. In dem Maasse, als die Keimschläuche wachsen, ver-

Fig. 99. Vergr. von *f* 190, der übrigen 390. *a—d* Megalospora affinis Kbr. *a* reife, ejaculirte Spore. *b—d* Keimungsanfang, Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. In *b* u. *c* nur der optische Längsschnitt, in *d* auch die Oberfläche gezeichnet. — *e*, *f* Ochrolechia pallescens Mass. *e* Erster Keimungsanfang (optischer Längsschnitt). *f* Mit gestreckten Keimschläuchen. *g* Pertusaria ceuthocarpa? Hälfte einer Spore mit beginnender Keimung, optischer Längsschnitt durch die Membran, die Porenkanäle mit ihren blasigen Erweiterungen zeigend. Letztere haben frisch die Gestalt wie in *b*. Das Präparat war mit Glycerin behandelt, der Inhalt ist in der Figur weggelassen.

mindert sich der Sporeninhalt. Bei den dickwandigen Pertusariasporen treiben die Schläuche oft innerhalb des Episporiums Verästelungen, welche sich in diesem, der Sporenoberfläche entlang, ausbreiten. Die Porencanäle sind meistens so eng, dass Bläschen und Keimschläuche auf den ersten Blick ringsum geschlossen zu sein scheinen. Bei Ochrolechia ragen jene, wegen der geringen Dicke des Episporiums, sehr früh über die Sporenoberfläche hervor und lassen sich oft, wie Tulasne beschreibt, mit dem Epispor von dem anscheinend unverletzten Endosporium loslösen. Anwendung von Reagentien, zumal Chlorzinkjodlösung, lässt überall den beschriebenen Sachverhalt deutlich erkennen, bei den grossen Pertusariasporen ist derselbe auch an der unversehrten Spore deutlich (vgl. die Erklärung der Fig. 99).

Capitel 10.

Entwickelungsgang der Flechten. Physiologie.

Nach Analogie der Ascomyceten und nach einigen sehr wenigen directen Beobachtungen ist nicht zu bezweifeln, dass von der keimenden Spore wiederum ein Apothecien bildender Thallus erzeugt wird. Auf welche Weise dieses geschieht, ist noch keineswegs recht klar.

Die vollständigste Beobachtung darüber machte Tulasne (Mém. p. 90) an Verrucaria muralis. Auf einen geglätteten Kalkstein ausgesäet trieben die Sporen dieser Flechte Keimschläuche, die allmählich wuchsen, Querwände erhielten, sich verzweigten und, zwei bis drei Monate nach der Aussaat, mit einander ein ziemlich dichtes Geflecht bildeten. Auf diesem entwickelte sich nun »eine weissliche Schichte runder, 4 bis 6 Zehntausendstel Millimeter grosser Zellchen, fest mit einander und mit den Fäden, von denen sie erzeugt wurden, verbunden, die einen anscheinend leer, die andern von Protoplasma erfüllt. Bald nachher sah man auf dieser ersten Lage da und dort Zellchen mit grünem Inhalt erscheinen, und man durfte nicht mehr zweifeln, dass ein neuer Thallus der V. muralis aus den zum Versuche dienenden Sporen entstanden war.« Die grünen Zellen waren von den Gonidien der erwachsenen V. muralis in nichts verschieden.

Bei einer Aussaat von Physcia parietina (l. c. p. 95) entwickelten sich auf dem Geflechte von Keimfäden sehr kleine weissliche Zellen und später grosse, die einen grünen Inhalt erhielten. Hierbei blieb aber die Entwickelung stehen.

Speerschneider (Bot. Ztg. 1853, p. 721) beschreibt Aussaatversuche mit Hagenia ciliaris, aus denen wenigstens das mit Sicherheit hervorgeht, dass die Sporen die für diese Species characteristischen kurzen, aber sehr ästigen Keimfäden trieben und dass später junge Thallusanlagen auf dem besäeten Holze auftraten.

Hierauf beschränken sich die vorliegenden directen Beobachtungen; denn die Angaben, welche nach Untersuchungen mit älteren oder mittelmässigen Mikroskopen gemacht wurden, müssen der vielerlei möglichen Täuschungen halber bei Seite gelassen werden, selbst wenn sie von Gewährsmännern wie Meyer und

Fries herrühren; und von der Angabe Berkeley's (Crypt. Bot. 373), nach der sich Gonidien direct auf dem »Mycelium von Parmelia parietina« entwickeln, ist es nicht klar, ob sie hierher gehört.

Die überwiegende Mehrzahl der in neuerer Zeit angestellten Keimversuche blieben immer bei der Bildung der mehr oder minder gestreckten, querwändigen, verästelten (bei Pertusaria auch Hförmig verbundenen) Keimfäden stehen.

An spontanen Flechten findet man öfters ganz jugendliche Thallusanfänge einzeln oder in grosser Zahl von einem dem Boden aufliegenden Hyphengeflechte entspringend, welches dem oben für Verrucaria muralis beschriebenen ähnlich ist und aus der Vergrösserung von Keimfäden entstanden zu sein scheint. So z. B. bei Peltigera, Cladonia, Tulasne, Mém. pl. VIII, XI, XVI. Seit Meyer nennt man ein solches Geflecht, aus welchem Thallusanlagen hervorsprossen, Prothallus, Protothallus (auch mit dem unklaren, daher zu vermeidenden Namen Hypothallus).

Die verschiedenen soeben angeführten Thatsachen combinirend sind die Bearbeiter der Flechtenmorphologie einig in der Annahme: die Keimschläuche der Spore wachsen unmittelbar zu dem Prothallus heran, und auf diesem werden dann die Thallusanlagen gebildet; entweder bleibt der Prothallus klein und geht möglicher Weise nach Bildung einer Thallusanlage zu Grunde; oder er wächst lange fort, um immer neue Thallusanlagen zu erzeugen. Der Prothallus ist hiernach dem primären Mycelium der Pilze in Hinsicht auf seine morphologische Bedeutung zu vergleichen.

Gegen diese Anschauung ist nichts einzuwenden, als dass sie noch des sichern Beweises bedarf. Denn die erwähnten spontanen Prothallusbildungen könnten doch auch secundären hypothallinischen Anhangsgebilden (Wurzelhaaren) ihre Entstehung verdanken, umsomehr als eine alte Beobachtung Schärer's das Hervorsprossen junger Thallusanfänge aus unzweifelhaften hypothallinischen Anhängen, nämlich den Rhizinen von Gyrophora vellea, nachgewiesen hat (vergl. Schärer, Enum. p. XVII). Unentschieden muss es bleiben, inwieweit der oben erwähnte fädige Saum vieler Krustenflechten (Lecid. geographica) dem hier in Rede stehenden Prothallus oder dem Thallusrande, und die einzelne Areole der Kruste etwa einem ganzen Peltigera-Thallus entspricht.

Dass die Apothecien die Fructification in dem Seite 202 bezeichneten Sinne darstellen, ist selbstverständlich. Dass die Asci und Sporen ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind, ist nach Analogie der Ascomyceten anzunehmen, und die vorliegenden Thatsachen sprechen nicht dagegen. Ob und wo eine geschlechtliche Zeugung stattfindet ist zweifelhaft und Andeutungen dafür höchstens von den Pilzen zu entnehmen. Insbesondere ist es unklar, in welcher Beziehung zu der Entwickelung die Spermogonien und Spermatien stehen, die Zweifel und Fragen sind genau dieselben, wie bei den Pilzen, und den verschiedenen, des sicheren thatsächlichen Bodens entbehrenden Hypothesen, welche eine nothwendige und speciell eine geschlechtliche Beziehung zwischen Spermatien und Apothecien annehmen, steht schon die eine Erfahrung entgegen, dass bei der überall reich fructificirenden Solorina saccata noch nie Spermogonien gefunden worden sind.

Was die Soredien betrifft, so sind dieselben unzweifelhaft Multiplicationsorgane, und, wie ihr öfteres Fehlen anzeigt, keine nothwendigen Glieder des

Entwickelungsprocesses. Den Pycniden kommt, den mitgetheilten Thatsachen zufolge, eine wohl sehr untergeordnete Bedeutung zu.

Eine Anzahl von Beobachtungen und Meinungen liegt vor, nach welchen der Entwickelungskreis der — oder vieler — Flechten mit der Bildung der bisher genannten und allgemein anerkannten Organe nicht abgeschlossen wäre. Die Angaben sind von sehr ungleichem Werthe, je nachdem sie sich auf die typischen heteromeren Lichenen, die Gallertflechten und die Graphideen beziehen, und daher nach diesen drei Gruppen zu sondern.

Was die erstgenannten, mit chlorophyllgrünen Gonidien versehenen Formen betrifft, so wurde schon durch Haller, Gleditsch und Andere die Meinung oder Vermuthung ausgesprochen, dass die grünen Ueberzüge auf Baumrinden und dergleichen, welche gegenwärtig zu den Palmellaceen gerechnet werden (zumal Protococcus vulgaris Kg. = Pleurococcus vulgaris Mengh., Chlorococcum Grev, Lepraria botryoides, viridis Auct.), und welche aus freien oder familienweise verbundenen, isodiametrischen, grünen Zellen bestehen, Rudimente von Flechten seien.[1] Einen bestimmteren Ausdruck gaben dieser Ansicht Wallroth (l. c.) und Fries (Lich. Eur. XX), indem sie jene grünen Zellen als freigewordene, für sich vegetirende Flechtengonidien betrachteten. Spätere, wie Körber, Kützing Linnaea 1833, Phyc. gen. 167) traten dieser Ansicht im Wesentlichen bei, Kützing wenigstens insofern, als er die Entwickelung von Lichenenthalli aus den grünen Zellen behauptet. Neuerdings hat sich Diesen besonders Hicks angeschlossen Microsc. Journ., Ser. 1, Vol. VIII, p. 239; auch New Series, Vol. I, p. 157).

Die älteren Autoren mochten mit ihrer Meinung theilweise Recht haben, insofern sie von S o r e d i e n gebildete grüne Ueberzüge sahen und jene mit ihren optischen Hülfsmitteln nicht sicher von den Palmellaceen unterscheiden konnten. Gegenwärtig steht die Sache aber anders. Lässt man die Soredien bei Seite, so sind die Bestandtheile der grünen Ueberzüge, insonderheit der Pleurococcus vulgaris, den Gonidien zwar durch die Beschaffenheit ihrer Membran und ihres grünen Inhaltes ä h n l i c h, aber unzweifelhaft verschieden sowohl der Gestalt als besonders der Theilung nach: die Zellen von Pleurococcus theilen sich abwechselnd nach drei Richtungen so, dass die Scheidewände der successiven Generationen einander meist rechtwinkelig schneiden, die in benachbarten Schwesterzellen aber parallel sind, daher die Anordnung der Zellen zu quadratischen oder cubischen (n i c h t t e t r a e d r i s c h e n) Gruppen. Ferner liefern die genauen neueren Untersuchungen (Schwendener) kein Beispiel dafür, dass Gonidien anders als innerhalb der Soredien aus dem Thallus frei werden. Auch Hicks ist weit entfernt, diese Einwürfe zu beseitigen oder auch nur genügend zu berücksichtigen. Die in Rede stehende Ansicht ist daher als unerwiesen und die grünen Palmellaceen als autonome Organismen zu betrachten, wenn auch nicht verschwiegen werden darf, dass die unten zu erwähnenden Beobachtungen an anderen Lichenen die dereinstige Auffindung wirklich freiwerdender, selbständig vegetirender grüner Gonidien nicht unmöglich erscheinen lassen.

Noch weniger stichhaltig als die besprochene ist die von Sachs (Bot. Ztg. 1855, p. 6) früher geäusserte, von Hicks neuerdings (l. c. New Series I, p. 15) wieder aufgenommene Meinung, nach welcher Gloeocapsa-Formen die frei vege-

1) Vgl. Wallroth, Naturg. d. Fl. I, 309.

tirenden Gonidien von Cladonien sein sollen. Zwischen letzteren und den Gloeocapsen besteht nicht einmal eine grosse Aehnlichkeit. Wenn diese zuweilen den oberflächlichen Rindenhyphen aufsitzen, so erklärt sich dies leicht aus einem geselligen Vorkommen von Cladonia und Gloeocapsa; dass letztere aber als eine besondere zweite Art Gonidien von den genannten Hyphen abgeschnürt werden, dafür liegt keine irgend sichere Beobachtung vor.

Von den Gallertflechten sind zunächst die mit Gonidienschnüren versehenen, die Collemen und ihre nächsten Verwandten, Gegenstand hierher gehöriger Discussionen gewesen. Cassini sprach schon im Jahre 1817 die Vermuthung aus, die unter den Algen aufgezählten Formen von Nostoc möchten nichts anderes als Zustände von Collemen sein (Opusc. phytolog. II, p. 361), und führt eine ähnliche Vermuthung Ventenat's aus viel früherer Zeit an. Seitdem wurde überall auf die Aehnlichkeit und auf eine mögliche Verwandtschaft beider Formenreihen aufmerksam gemacht. Itzigsohn (Bot. Ztg. 1854, p. 521), Hicks (l. c. p. 90) haben genetische Beziehungen zwischen beiden behauptet; Bayrhoffer (Bot. Ztg. 1857, p. 157) hat Wallroth's Ansicht, nach welcher Nostoc commune geradezu unter die Flechten gestellt wird, von neuem zu erweisen gesucht. Am klarsten hat Sachs seine Ansicht über das Zusammengehören von Nostoc commune Vauch. und »Collema pulposum« ausgesprochen (Bot. Ztg. 1855, 1). Nach ihm entsteht aus den Gonidien von Collema allmählich ein Geflecht von Gonidienschnüren, welches einer aussen scharf abgegrenzten Gallerte eingebettet, mit anderen Worten ein Körper, wie er für die Algengattung Nostoc characteristisch ist. Je nach äusseren Umständen vergrössert sich dieser Körper entweder ohne Structurveränderung und wird zu dem unregelmässigen Lager von Nostoc commune: oder es wachsen einzelne Zellen der Gonidienschnüre zu den für Collema characteristischen Hyphen aus, diese flechten sich mehr und mehr zwischen die Schnüre ein, und es entsteht hierdurch der später fructificirende Collemathallus. Es ist nun zwar schon oben gesagt worden, dass der soeben erwähnte genetische Zusammenhang der Hyphen mit den Gonidien zweifelhaft ist. Aber selbst wenn es ausgemacht wäre, dass ein solcher Zusammenhang nie besteht, würde die begründete Vermuthung einer genetischen Beziehung zwischen den Collema- und Nostoc-Formen bestehen bleiben müssen. Die Gründe hierfür sind folgende. Die Gonidienschnüre der Collemen sind den Nostocschnüren nicht ähnlich, sondern in allen wesentlichen Puncten gleich, und für die umgebende Gallerte gilt dasselbe. Denkt man sich die Hyphen aus einem Collema entfernt, so bleibt die Gestalt des Thallus allerdings eine von Nostoc verschiedene, ein Structurunterschied besteht aber nicht mehr, oft selbst nicht mehr in dem Grade, wie zwischen den einzelnen Formen oder Species von Nostoc. Zweitens findet man häufig auf unzweifelhaftem Collementhallus neben dessen kugeligen, soredienartigen Sprossen einzelne Gonidienschnüre oder Convolute solcher in scharf umschriebenen Gallerthüllen, ohne Hyphen; dieselben sind jungen Nostocexemplaren in jeder Hinsicht gleich, und ich glaube mich nicht getäuscht zu haben in der Beobachtung, dass sie sich wirklich aus dem Collemathallus loslösen. Drittens ermangeln alle die zahlreichen bisher untersuchten Nostoc-Formen einer eigentlichen Fructification. Die in Thuret's schöner Arbeit[1]) beschriebene Bildung junger Exemplare aus den

1) Observations sur la réproduction de quelques Nostochacées. Mém. soc. imp. hist. nat. Cherbourg, Tom. V (1857). Vgl. Flora. 1863, p. 556.

alten kann füglich nur als eine Propagation, als eine Art von Brutknospenbildung betrachtet werden.

Bei den Gallertflechten mit nicht gereihten Gonidien, wie Synalissa, Omphalaria u. s. f. findet man zwar oft auf der Thallusoberfläche anscheinend losgelöste, von Hyphen freie Gonidiengruppen, welche mit Chroococcaceen, zumal Gloeocapsen, die grösste Aehnlichkeit haben (vgl. Bornet, Mém. soc. Cherbourg, IV, 231). Die Untersuchungen über diese Körper sind jedoch noch nicht ausgedehnt und eingehend genug, um ihre Identität mit den Gonidien ausser Zweifel zu setzen.

Unzweifelhaft besteht dagegen ein genetischer Zusammenhang zwischen Ephebe und Verwandten und gewissen Nostocaceen. Denkt man sich die Hyphen entfernt, so stellt der Thallus von Ephebe pubescens, Spilonema, zumal die dünnen Aeste, typische Formen der Gattung Sirosiphon dar, wie schon Hepp's und Stitzenberger's oben erwähnte Ansichten über Ephebe andeuten. Aechte, unzweifelhafte Sirosiphon-Exemplare kommen in dem Rasen genannter Flechten sehr oft vor, und es gelingt manchmal, zu beobachten, dass sie von den Ephebe-Fäden als Zweige entspringen. Ich habe ein (mit Kali deutlich gemachtes) Präparat, in dem ein aus 32 Gliedern bestehender Sirosiphon-Faden mit vielen Seitenzweigen von einem starken Ephebetrieb entspringt; und dass er diesem nicht blos anhaftet, sondern ein ächter Ast ist, geht am sichersten daraus hervor, dass aus dem Haupttriebe einige Hyphen in ihn eintreten und bis zum vierten Gliede reichen.

Nach allen diesen Daten ist es wohl nicht zu bezweifeln, dass ein grosser Theil der Nostocaceen und Chroococcaceen zu den Gallertflechten, Ephebe u. s. f. in naher genetischer Beziehung steht. In welcher? das bleibt zu untersuchen. Darf ich meine subjective Meinung, deren ausführliche Motivirung zu weit führen würde, hier kurz andeuten, so scheinen mir zwei Vermuthungen berechtigt zu sein: Entweder sind die in Rede stehenden Lichenen die vollkommen entwickelten, fructificirenden Zustände von Gewächsen, deren unvollständig entwickelte Formen als Nostocaceen, Chroococcaceen bisher unter den Algen standen. Oder die Nostocaceen und Chroococcaceen sind typische Algen; sie nehmen die Form der Collemen, Epheben u. s. f. an, dadurch, dass gewisse parasitische Ascomyceten in sie eindringen, ihr Mycelium in dem fortwachsenden Thallus ausbreiten und an dessen phycochromhaltige Zellen öfters befestigen (Plectopsora, Omphalarieen). In letzterem Falle würden die in Rede stehenden Gewächse Pseudolichenen sein, vergleichbar den durch Schmarotzerpilze gleichsam umgeformten Phanerogamen, wie Euphorbia degener u. a. m. —

Schliesslich sind hier einige bemerkenswerthe Thatsachen von den Graphideen-Gonidien zu erwähnen. Bei den hypophlöedischen Arten, wie Op. varia, werden, wie oben erwähnt, mit der Abstossung der oberflächlichen Peridermalagen Gonidienketten sammt den sie umspinnenden Hyphen frei. Auf dem Thallus genannter Flechten, und noch mehr in seinem Umkreis, aber auch an entfernteren Orten, findet man häufig massenhafte Anhäufungen solcher Gonidienketten, rothbraune oder grünlichbraune pulverige Ueberzüge auf den Rinden verschiedener Bäume bildend. Dieselben sind unter dem Namen Chroolepus umbrinum Kg., Protococcus crustaceus Kg. allgemein bekannt (Kützing, Spec. alg., p. 203, 427), ein Unterschied zwischen dieser »Alge« und den im Thallus be-

findlichen Gonidien ist nicht vorhanden, ausser dass die freien Gonidien in der Regel (aber nichts weniger als durchgehends) etwas derbwandiger und runder sind. Auch die Hyphen finden sich an den Zellen des Protococcus, sie sind von Kützing, Caspary gesehen, wenn auch nicht richtig gedeutet worden. Von welcher Species der Pr. crustaceus abstammt, ist bei der grossen Aehnlichkeit der Gonidien verschiedener Graphideen nicht mit Sicherheit anzugeben, es sei denn, dass er sich unmittelbar auf dem Thallus befindet. Die von Hyphen umsponnenen Gonidienketten sind zunächst den Soredien an die Seite zu stellen, und daher hier nicht zu erwähnen. Es kommen aber auch Ketten oder einzelne losgelöste Glieder ohne umgebende Hyphen vor — also wirklich freie Gonidien. Und wie schon v. Flotow, später Cohn, Stitzenberger und Caspary beobachtet haben, bilden sich in den Zellen des Protococcus crustaceus Schwärmsporen. Was aus diesen wird, ist noch unermittelt. Die Thatsache genügt aber, um zu zeigen, dass hier der Entwickelungsgang nicht auf die Bildung von Thallus, Apothecien und Spermogonien beschränkt ist. (Ueber Pr. crustaceus, seine Synonyma und seine Schwärmsporenbildung vgl. Wallroth, Naturg. I, 305, Kützing. Spec. alg., p. 203, 427; Phycol. gener., p. 169, 283; Cohn, in Hedwigia I, 1: Stizenberger, ibid. 78; Caspary, Flora, 1858, Nr. 36. Taf. VI.)

Hypothesen über andere Chroolepus-Formen hier anknüpfen zu wollen, wäre übereilt. Wenn Massalongo (vgl. Flora, 1855, p. 375) bei einer solchen Form besondere Apothecien fand und diese daher als neue Flechtengattung beschreibt, so dürfte dieselbe entweder etwas nicht hierher gehörendes oder ein von einem Parasiten bewohnter Chroolepus sein.

Capitel 11.

Physiologische Processe in den Flechten.

Von einer Physiologie der Flechten ist, ausser den Entwickelungserscheinungen, so gut wie nichts zu berichten. Man weiss, zumeist aus gelegentlichen Beobachtungen, dass die Flechten, sowohl Thallus als Apothecien, ein langsames Wachsthum besitzen und ein hohes Alter erreichen, und dass nur relativ wenige Arten hiervon Ausnahme zu machen scheinen. Eine Anzahl genauerer Untersuchungen und Messungen hierüber theilt Meyer (Flecht. p. 39) mit. Es ist bekannt, dass sehr viele Flechtenarten an ein bestimmtes Substrat gebunden sind, theils anorganisches, theils die Borke und Peridermalagen der Bäume oder bestimmter Baumspecies. Ueber die Ursache hiervon liegen höchstens Vermuthungen vor, von denen die einen die chemische, die andern die physikalische Beschaffenheit des Substrates für massgebend halten. Wenn man ferner eine Menge Lichenen auf kahlem festem Gestein, manche selbst auf Glasscheiben, Eisenbahnschienen u. s. f. sich ansiedeln und gedeihen sieht, so liegt der Schluss nahe, dass dieselben nur anorganische Substanzen als Nahrung bedürfen, und im Hinblick auf die Cormophyten der weitere, dass die Gonidien die assimiliren-

den Organe sein dürften, und der Assimilationsprocess ein ähnlicher wie bei der chlorophyllhaltigen Vegetation. An Untersuchungen hierüber fehlt es aber vollständig. Selbst darüber ist man nicht einig, ob die feuerbeständigen Bestandtheile der Lichenen aus dem Substrat stammen und stammen müssen, also von den Rhizinen und Wurzelhaaren aufgenommen werden, oder ob sie »aus der Luft«, d. h. aus den löslichen Mineralkörpern bezogen werden, die mit dem Staub auf den Thallus gelangen und von dessen ganzer Oberfläche mit dem Wasser aufgesogen werden können. Allerdings hat die erstere Ansicht grössere Wahrscheinlichkeit für sich, weil erstens die oben angeführten Aschenanalysen zeigen, dass die Menge der feuerfesten Bestandtheile und ihre quantitative Zusammensetzung mit dem Substrat in hohem Grade wechseln, und weil zweitens die Haftorgane oder selbst der ganze Thallus tief in das härteste Gestein eindringen. Das Eindringen setzt ein theilweises Löslichmachen voraus, und es ist kaum denkbar, dass die löslichen Körper nicht aufgenommen werden, wenn sie mit den befeuchteten Membranen der Flechte in steter Berührung stehen. Die auf ein bestimmtes organisches Substrat angewiesenen Flechten bewohnen, soweit sicher bekannt, immer nur abgestorbene Theile. Welcherlei Nährstoffe sie aus diesen aufnehmen, ob bestimmte organische Körper, ob nur anorganische Zersetzungsproducte und Mineralsubstanzen ist wiederum ungewiss.

Es ist eine allbekannte Thatsache, dass die auf anorganischem Boden wachsenden Flechten die Verwitterung dieses in hohem Grade fördern, und dies auf dreierlei Weise: durch das Feuchthalten des Gesteins, durch die ohne Zweifel stattfindende Kohlensäureausscheidung und durch die rein mechanische Wirkung der eindringenden Haftorgane. In dieser Urbarmachung des Bodens für die übrige Vegetation beruht jedenfalls die hauptsächlichste Bedeutung der Flechten für den Naturhaushalt.

Ueber die hier angedeuteten Puncte und Fragen sind zu vergleichen: die Seite 257 angeführten analytischen Arbeiten. Th. Fries, Uloth, l. c., v. Krempelhuber, in Flora 1861, p. 115; Denkschr. d. K. bot. Ges. zu Regensburg, Bd. IV, 2. Abth., p. 8—69. Göppert, Flora, 1860, p. 161. Senft, ibid., p, 193. Eine Abhandlung De Candolle's vom Jahre 1798 (Journ. de Phys. de Delamétherie, Tom. IV), »Sur la nutrition des Lichens« kenne ich nur aus dem Citat bei Tulasne.

Litteratur.

Die Quellenlitteratur für Morphologie und Physiologie der Flechten ist, ausser einzelnen im Texte citirten kleineren Arbeiten in folgenden Schriften enthalten:

G. F. W. Meyer, Entwickelung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten. Göttingen. 1825.

E. Fries, Lichenographia Europaea reformata. Lundae. 1831. Einleitung.

L. R. Tulasne, Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens. Ann. Sc. nat. 3e Sér. Tom. XVII, mit 16 Tafeln.

Speerschneider, Anatomie und Entwickelung der Hagenia ciliaris. Bot. Ztg. 1853, p. 705, 1854, p. 593; —— der Usnea barbata dasypoga, ibid. 1854, p. 193; —— der Parmelia Acetabulum, ibid. 1854, p. 481; —— der Ramalina calicaris, ibid. 1855, p. 345; —— der Peltigera scutata, ibid. 1857, p. 521.

S. Schwendener, Ueber den Bau und das Wachsthum des Flechtenthallus. Viertel-jahrsschrift d. naturf. Ges. Zürich, 1860 (citirt als Schw., Vortrag).

Idem, Untersuchungen über den Flechtenthallus. I. Strauchartige Flechten, mit 7 Taf. In Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. Heft 2 (1860). II. Laubartige Flechten, mit 4 Taf. Ibid. Heft 3 (1862).

Idem, Ueber die Entwickelung der Apothecien von Coenogonium. Flora 1862, 224. Ueber Ephebe pubescens. Ibid. 1863, p. 240. Ueber die Apothecia primitus aperta u. d. Entwickelung der Apothecien im Allgemeinen. Ibid. 1864, p. 320.

Fuisting, De nonnullis Apothecii Lichenum evolvendi rationibus. Diss. inaugur. Berol. 1865. Eine vielversprechende, leider in sehr undeutlichem Latein geschriebene Arbeit. Ich konnte sie nur theilweise benutzen, da sie mir est beim Abschluss dieser Darstellung zukam.

Ferner sind anzuführen:

Buhse, Ueber den Fruchtkörper der Flechten. Bull. soc. imp. des Naturalistes de Moscou. Tom. XIX (1846), p. 318.

G. v. Holle, Zur Entwickelungsgesch. d. Borrera ciliaris. Göttg. 1849. (Diss. inaug.

Ferner die systematischen Werke, insonderheit die Einleitungen zu:

Nylander, Synopsis meth. Lichenum. Vol. I. Paris. 1858—60.

Th. M. Fries, Genera heterolichenum recognita. Upsala. 1861.

Reichhaltige Anführungen älterer Litteratur bei Tulasne, l. c.

Körber, Grundriss d. Cryptogamenkunde, p. 59—91, 195—200.

W. Lauder Lindsay, Popular history of British Lichens. London. 1856.

Die Flora des letzten Decenniums enthält ein reiches Repertorium der lichenologischen Litteratur.

Endlich nenne ich

Fée, Essai sur les cryptogames des écorces exotiques officinales. I. Strassbourg. 1824 II. 1837 (Sporen, Asci).

Wallroth, Naturgeschichte der Flechten. 2 Bände. Frankfurt. 1825—27.

Körber, De gonidiis Lichenum. Diss. inaug. Berol. 1839. — Ueber die individuelle Fortpflanzung d. Flechten. Flora. 1841. Nr. 1 und 2.

Bayrhoffer, Einiges über die Lichenen und deren Befruchtung. Bern. 1851.

Die vier letzgenannten Arbeiten enthalten viele eigenthümliche, mit den jetzigen Kenntnissen unverträgliche Ansichten. Wallroth's »Naturgeschichte« ist meines Erachtens, bei allem Verdienst, ein arger Hemmschuh für die Flechtenkunde gewesen. Bayrhoffer's reiche Beobachtungen sind leider durch Verwirrung der auf Fortpflanzung und Befruchtung bezüglichen Begriffe ganz ungeniessbar. Man wird mir verzeihen, dass ich über die Ansichten genannter Autoren und andere veraltete Anschauungen im Texte geschwiegen habe, denn eine historische Darlegung und Kritik derselben würde wohl für sich einen ganzen Band beansprucht haben.

III.

Myxomyceten.

(Hierzu die Kupfertafel.) [1])

Capitel 12.

Bau und Entwickelung der Myxomyceten.

I. Sporenbehälter und Sporen.

Die reifen Sporenbehälter stellen bei den meisten Myxomyceten runde, längliche, gestielte oder ungestielte, einen bis einige Millimeter grosse Blasen dar; seltener (z. B. Didymium serpula, Trichia serpula) horizontal liegende, cylindrische oder platte, netzförmige Schläuche. Ich nenne diese Behälter Sporangien, anstatt des früheren, an die Gastromyceten erinnernden Namens Peridien (Fig. **1**, **2**, **6**).

Die Wand des Sporangiums wird von einer Membran gebildet, welche in ihrem Bau den pflanzlichen Cellulosehäuten gleicht. Sie stellt entweder eine structurlose, hyaline, manchmal (z. B. Diachea, Physarum Spec.) überaus zarte Haut dar, oder ist dick, fest, deutlich geschichtet (z. B. Leocarpus vernicosus, Craterium, Trichia varia u. a.), bei den in der alten Gattung Diderma vereinigten Physarum- und Didymiumarten selbst doppelt, d. h. in zwei leicht von einander trennbare und oft spontan sich trennende Lagen gesondert. Warzen- und leistenförmige, vorspringende Verdickungen von verschiedener Mächtigkeit finden sich in einzelnen Fällen, z. B. auf der ganzen Oberfläche der derben, olivenbraunen Aussenschichte von Licea serpula Fr., auf der Innenfläche der Sporangiumbasis von Arcyria incarnata, punicea, nutans. Bei Cribraria, Dictydium zeigt die ganze Membran auf der Innenfläche vorspringende, flach-leistenförmige, zu einem zierlichen Netz verbundene Verdickungen. Je nach Gattungen und Arten ist die Membran an sich farblos oder in verschiedenen Nüancen von Violett, Braun, Roth und Gelb gefärbt.

Bei den stiellosen Formen breitet sich die Membran rings um die derbwandige Grundfläche des Sporangiums zu einem dem Substrate fest anliegenden

---

1) Die Figuren der Tafel werden im Texte durch **halbfette Schrift** bezeichnet.

scheibenförmigen Rande aus, der meist unregelmässige Gestalt und runzelige Oberfläche besitzt. Wo die Sporangien gesellig bei einander stehen, sind die häutigen Ausbreitungen mehrerer oft in zusammenhängende Häute vereinigt: so besonders bei den Trichien aus der Gruppe von Tr. chrysosperma.

Die Stiele sind (abgesehen von Stemonitis und Enerthenema) Röhren mit meist derber, der Länge nach gerunzelter und gefalteter Wand, welche sich oben in die des Sporenbehälters fortsetzt. Ihr Lumen steht mit dem des letzteren entweder in offener Communication (z. B. Trichia, Arcyria) oder ist von diesem durch eine (oft nach oben convexe, und alsdann Columella, Mittelsäule genannte) Querwand getrennt (Fig. 2, 6). Der Hohlraum des Stieles ist, je nach den Arten, von verschiedener Weite und entweder leer, lufthaltig (z. B. Physarum hyalinum P.) oder in unten zu beschreibender Weise ausgefüllt. Die Basis des Stiels sitzt dem Substrat mit einer häutigen Ausbreitung auf, von welcher das über die häutigen Ausbreitungen der stiellosen Formen Gesagte gilt.

Bei den meist lebhaft gefärbten Formen, welche ich als Trichiaceen zusammengefasst habe (Licea, Perichaena, Cribraria, Arcyria, Trichia u. s. f.), zeigt die Membran in der Regel nur die soeben beschriebenen Structurverhältnisse. Bei einigen derselben kommen gefärbte, aus organischer Substanz bestehende Körnchen hinzu, deren Beschaffenheit und Ursprung noch näher zu untersuchen sind, und welche bei Cribraria und Dictydium den stärkeren Verdickungsleisten eingelagert, bei Licea pannorum Wallr. einzeln oder haufenweise der Aussenfläche aufgelagert sind. Die olivenbraune Aussenschicht von Licea serpula Fr. zeigt ihrer ganzen Dicke nach ein unregelmässig körniges Gefüge.

Die Sporangiumwand der meisten Physareen ist dagegen mit kohlensaurem Kalke incrustirt, je nach den Genera und Arten ganz oder theilweise. Dieser tritt bei einer Reihe von Gattungen, deren Repräsentant Physarum (Fig. 1, 3) ist, auf in Form kleiner runder Körnchen, welche theils vereinzelt der Membran ein- oder innen angelagert sind, theils dichte unregelmässige Haufen auf deren Innenseite bilden. Bei vielen Arten sind die Kalkkörnchen, zumal die gehäuften, von einem in Alkohol löslichen gelben (Ph. aureum P., Ph. sulphureum A. S. etc.), selten (Ph. psittacinum Ditm.) rothgelben Farbstoffe umgeben. Die Kalkhäufchen erscheinen in diesem Falle dem blossen Auge auf dem trockenen Sporangium als gefärbte, wo das Pigment fehlt, als weisse Fleckchen oder Wärzchen.

Didymium (Fig. 6, 7) ist ausgezeichnet durch einen krystallinischen, aus sternförmigen Drusen und einzelnen kleinen Krystallen bestehenden reifartigen Ueberzug kohlensauren Kalkes auf der Aussenfläche der Sporangien. Die oben erwähnten, theils zu Physarum, theils zu Didymium gehörenden Diderma zeigen an ihrer Sporangienwand eine zarte, meist kalkfreie innere, und eine äussere Schicht, welche eine spröde Kalkkruste darstellt und aus dicht gehäuften, runden oder krystallinischen Kalktheilchen besteht, die durch eine geringe Menge organischer Substanz zusammengehalten werden. Letztere bleibt nach Auflösung des Kalkes als eine zarte Haut zurück.

Besonders reichliche Mengen körnigen oder krystallinischen kohlensauren Kalkes sind bei vielen kalkführenden Formen der Basalwand stielloser Sporangien, bei gestielten der Wand des Stiels eingelagert. Bei letzteren befindet sich auch im Innern des Stiels und der von ihm sich erhebenden Columella oft eine grosse Quantität genannten Körpers, der nicht selten mit unregelmässigen Klum-

pen organischer Substanz den Hohlraum grösstentheils ausfüllt (z. B. Didymium leucopus, Diachea).

Der Innenraum des Sporangiums wird entweder, wie bei Licea, Cribraria, ausschliesslich von den zahlreichen Sporen angefüllt; oder, bei den meisten Gattungen, befinden sich zwischen diesen Röhren Fasern verschiedener Form, das sogenannte Haargeflecht, Capillitium. Das Haargeflecht von Physarum und seinen nächsten Verwandten (Fig. 2, 3) besteht aus ziemlich dünnwandigen Röhren, welche nach allen Seiten hin verzweigt, netzförmig verbunden und ohne alle Querwände sind. Zahlreiche Zweige gehen von der Peripherie des Röhrennetzes zur Wand und sind dieser, meist mit trichterförmig erweiterten Enden, fest angewachsen. An den Knoten des Netzes sind die Röhren blasig aufgetrieben (Kalkblasen) mit Anhäufungen von Kalkkörnern erfüllt, welche die gleiche Beschaffenheit wie auf der Wand zeigen und bei den gefärbten Arten wie auf letzterer von Pigment umgeben sind. Alle Physareen haben ein in der beschriebenen Weise mittelst seiner Zweigenden der Wand allenthalben fest angewachsenes Capillitiumnetz. Bei Didymium (Fig. 6, 7), welcher Gattung sich Spumaria, Diachea nahe anschliessen, besteht dies aus Fasern, die sehr schmal Breite $^{1}/_{755}$ Mm. bis $^{1}/_{490}$ Mm. bei D. nigripes, leucopus, bis $^{1}/_{380}$ Mm. bei D. farinaceum), cylindrisch oder wenig abgeplattet, solide oder mit einer einfachen axilen Längslinie als Andeutung eines Hohlraums, und wenigstens an den breiteren Stellen meist schmutzig violettbraun gefärbt sind. Die Fasern sind ganz kalkfrei; bei einer Art (D. physaroides) schliessen sie einzelne eckige Kalkdrusen oder Krystalle ein. Sie laufen bei Didymium der Mehrzahl nach gerade oder wellig von unten nach oben, oder radienartig von der Stielinsertion zur oberen und seitlichen Wand, ihre Anastomosen sind meist spitzwinkelig. Did. serpula ist ausgezeichnet dadurch, dass den Capillitiumfasern zahlreiche runde, mit gelbem Farbstoffe erfüllte Blasen (Pigmentbehälter) anhaften, welche, den Sporen ähnlich, mit violettbrauner Membran versehen, aber vier- bis sechsmal grösser sind als diese (Durchmesser bis $^{1}/_{20}$ Mm.).

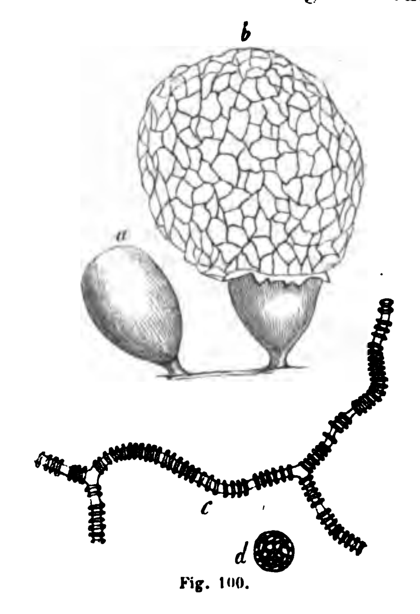


Fig. 100.

Bei den mit Capillitium versehenen Trichiaceen (Arcyria, Trichia), besteht dieses aus röhrigen Fasern, welche nie Kalkablagerungen führen und der Sporangiumwand entweder gar nicht oder nur an einzelnen bestimmten Puncten angewachsen sind. Bei Arcyria (Fig. 100) ist es gleichsam eine in unzählige netzförmig anastomosirende Zweige getheilte Röhre, es besteht aus hohlen, cylindri-

Fig. 100. *a*, *b* Arcyria incarnata P. Umrisszeichnung nach 20facher Vergr. *a* reifes, geschlossenes Sporangium, *b* geöffnetes, mit ausgedehntem Capillitiumnetz. — *c*. *d* Arc. serpula Wigd. (A. anomala dBy.), *c* Stück Capillitium, *d* Spore, 390fach vergr.

schen oder zusammengedrückten Fasern, welche nach allen Richtungen hin reich verzweigt und netzförmig verbunden sind ohne jegliche Querwand. Die derbe, homogene Wand der Röhren hat die gleiche Farbe wie die Sporangiummembran und ist meistens auf ihrer Aussenfläche mit vorspringenden Verdickungen versehen, welche, je nach den Arten, die Gestalt von Stachelchen, Wärzchen oder querlaufenden ring- oder halbringförmigen Leisten haben. Bei Arc. punicea, cinerea ist das Capillitium befestigt mittelst blind endigender Zweige des Röhrennetzes, welche dem Grunde der Sporangiumwand angewachsen sind. Bei den meisten Arten (z. B. A. incarnata, nutans) steht es mit letzterer nirgends in Berührung, es ist lose befestigt durch einige in den Stiel hinabsteigende und zwischen die unten zu beschreibenden Zellen, welche diesen ausfüllen, eingeklemmte Röhrenäste. So lange das Capillitium in dem Sporenbehälter eingeschlossen ist, sind seine sämmtlichen Aeste in vielen Krümmungen hin und her gebogen, die vier-, fünf- und mehrseitigen Maschen eng und unregelmässig. Wenn das Sporangium sich nach der Reife öffnet, strecken sich bei den meisten Arten (A. cinerea ausgenommen), die Röhren mehr gerade, die Maschen werden hierdurch erweitert und der Umfang des Netzes um ein Vielfaches vergrössert (Fig. 100, *a*, *b*); ein auch nur annäherndes Zurückkehren zu der ursprünglichen Form findet nie mehr statt.

Die vielbeschriebenen Capillitiumröhren von Trichia sind nur bei einzelnen Arten (Tr. rubiformis P., clavata P., serpula P.) zu einem Netze verbunden, das zugleich viele frei endigende Zweige zeigt. Bei den meisten (Fig. 101) sind sie ganz frei, einfach oder mit einzelnen kurzen Zweigen versehen, die Enden in der Regel spitz, bei manchen Arten (z. B. Trichia fallax) sehr fein ausgezogen, selten stumpf. Die Länge der freien Röhren schwankt (bei durchschnittlicher Dicke von $^1/_{177}$ Mm. bis $^1/_{133}$ Mm.) meist zwischen $^1/_3$ Mm. und 7 Mm., längere und viel kürzere kommen hie und da vor (Details siehe bei Wigand, Jahrb. für wiss. Bot., Bd. III). Der Querschnitt der Röhren ist meist kreisrund. Ihr Inhalt erscheint wasserhell, doch zeigt sich nach Einwirkung von Kali oft ein aus trüber, durch Iod gelb werdender Substanz bestehender axiler Strang, ein Ueberbleibsel des Inhalts der jungen Röhren. Die Membran ist derb, nicht deutlich geschichtet, je nach den Arten in verschiedenem Grade biegsam und in verschiedenen Nüancen von Gelb, Roth, Rothbraun gefärbt. Auf ihrer Aussenseite zeigt sie bei allen Arten leistenförmige Vorsprünge oder Verdickungen, welche spiralig um die Röhre verlaufen und öfters wie Falten der Membran erscheinen (Tr. varia, rubiformis), indem das Lumen der Röhre in ihrem Verlaufe erweitert, in den Interstitien eingeschnürt ist.

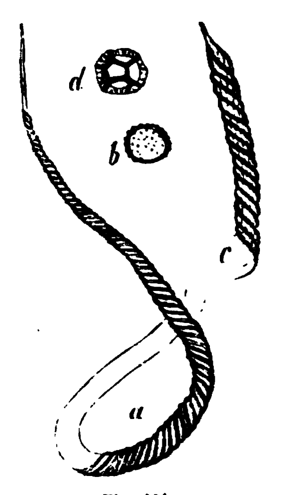


Fig. 101.

Die Windungsrichtung ist — mit seltenen (mir nur bei Tr. varia vereinzelt

Fig. 101. *a* Hälfte einer Capillitiumröhre, *b* Spore (Oberflächenansicht) von Trichia fallax Fr.; *c* Ende einer Capillitiumröhre, *d* Spore von Tr. chrysosperma (DC. DBy.) Vergr. 390.

vorgekommenen) Ausnahmen — rechts (im Sinne A. Braun's, d. h. die Windungen steigen auf der dem Beobachter zugekehrten Seite von rechts nach links in die Höhe). Die Zahl der Spiralleisten wechselt je nach den Arten zwischen 2 (z. B. Tr. varia) und 3—5 (z. B. Tr. fallax, chrysosperma). Schwankungen der Zahl an derselben Röhre kommen theils durch Gabelung der Leisten, theils dadurch zu Stande, dass einzelne dieser das Ende der Röhre nicht erreichen. Bei manchen Arten (z. B. Tr. rubiformis) ist der Rücken der Leiste mit stachelförmigen Fortsätzen besetzt. Trichia chrysosperma hat zwischen den Spiralleisten zahlreiche feine, der Längsachse der Röhre parallele Leistchen, welche je zwei Spiralleisten leiterartig verbinden (Fig. 101, c). Bei einer verwandten Form fand Wigand Leistchen, die sich mit den Spiralen rechtwinkelig kreuzen, bei den übrigen Arten sind die Interstitien zwischen letzteren glatt.

In dem Sporangium liegen die Röhren des Capillitiums in grosser Zahl und in vielen Krümmungen durcheinander gewirrt. Beim Austrocknen (oder Wasserentziehung durch Alkohol) strecken sie sich mehr, jedoch nie völlig gerade, um bei erneuerter Befeuchtung wieder stärkere Krümmungen anzunehmen, und die gleichen Erscheinungen wiederholen sich bei jedem Wechsel der Befeuchtung. Sowohl die hygroskopische Beweglichkeit als die Spiralleisten erinnern an die Elateren der Lebermoosfrüchte, obgleich diese allerdings bei genauerer Betrachtung von den Trichiaröhren sehr verschieden sind. Letztere sind daher gleichfalls Elateren genannt worden.

Die Sporangien der Stemoniteen (Stemonitis, Enerthenema) sind, abgesehen von ihrer Entwickelung, auch im reifen Zustande durch einige Eigenthümlichkeiten von den übrigen ausgezeichnet. Sie werden bei sämmtlichen unzweifelhaften Arten von einem haar- bis borstendicken, nach oben allmählich verschmälerten Stiele getragen, welcher in die Basis des Sporangiums eintritt und, als Mittelsäule (Columella), durch die Längsachse desselben verläuft; entweder bis in den Scheitel, wo er sich bei Enerthenema und Stemonitis pumila zu einer häutigen, der Wand fest anliegenden Scheibe ausbreitet; oder unterhalb des Scheitels aufhört, sich gleichsam in Capillitiumfasern spaltet. Stiel und Columella sind röhrig hohl, die Höhlung enthält Luft und Klumpen organischer Substanz. Die Wand ist dick, längsrunzelig und dunkel schwarzbraun, letzteres entweder in ihrer ganzen Dicke oder so, dass die Aussenseite von einer farblosen Schicht überzogen wird. Die Basis des Stiels breitet sich in eine unregelmässige häutige, dem Substrat aufsitzende Scheibe aus. Von der ganzen Aussenseite der Columella, oder, bei Enerthenema, nur von ihrer scheibenförmigen Endausbreitung entspringen mit breiter Basis die Hauptäste des schwarzbraunen Capillitiums. Diese sind nach allen Richtungen wiederholt verzweigt, die Zweige zu einem überaus reichmaschigen Netze verbunden. Nur von den peripherischen Maschen des letzteren gehen zahlreiche feine Aeste ab, welche sich mit freien Enden der Sporangiumwand ansetzen. Der Bau der stärkeren Capillitiumzweige gleicht dem der Columella, ihr Lumen steht aber mit dem dieser nicht in Communication; die feineren sind denen von Didymium und Diachea ähnlich. Die Sporangiumwand ist eine einfache, meist sehr zarte Membran, und gleich allen übrigen Theilen frei von Kalkablagerungen.

Bei einigen Myxomycetengattungen sind die reifen Sporenbehälter von complicirterer Structur als die beschriebenen Sporangien. Ich unterscheide die-

selben, zumal auf Grund ihrer im IV. Abschnitt zu beschreibenden Bildungsgeschichte von letzteren als Fruchtkörper.

Die Fruchtkörper von Aethalium, die bekannte sogenannte Lohblüthe, sind polsterförmige oder platte Kuchen von verschiedener Form; sie werden zoll- bis fast fussbreit, einige Linien bis über 1 Zoll dick, und sitzen dem Substrat mit ebener oder demselben wenigstens fest anliegender Grundfläche auf. Der ganze Körper ist von einer einige Millimeter dicken, spröden Rinde umgeben, welche anfangs goldgelb, später blass oder zimmetfarbig ist und sich rings um den Rand in eine dem Substrat aufliegende häutige Ausbreitung fortsetzt. Die Rinde umgibt eine schwarzgraue, fein gelb gesprenkelte, leicht zu Pulver zerfallende Masse. Genauere Untersuchung zeigt, dass letztere aus Röhren besteht, welche bis fast 1 Mm. dick und nach allen Richtungen eng mit einander verflochten und netzförmig verbunden sind, im Uebrigen genau die Structur, auch das Capillitium der Physarumsporangien besitzen. Die Rinde besteht aus dicht verflochtenen, unregelmässigen Strängen, oder richtiger collabirten Röhren, welche innerhalb der zarten, eingesunkenen Membranen, ungeheure Mengen von Kalkkörnern, nebst ursprünglich gelbem Pigment enthalten, letzteres in der bei Physarum beschriebenen Vertheilung. Der Aethaliumkuchen ist somit im Wesentlichen ein Geflecht schlauchförmiger, von der kalkigen Rinde umgebener Physarum-Sporangien.

Aehnlich wie Aethalium zu Physarum verhält sich Spumaria Fr. zu Didymium. Reticularia (wenigstens R. umbrina) scheint sich in ähnlicher Weise an Licea anzuschliessen, bedarf jedoch noch sehr der genaueren, zumal entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung.

Einen durchaus eigenthümlichen Bau haben die erbsen- bis nussgrossen, runden und stiellosen Fruchtkörper von Lycogala epidendron Fr. Sie gleichen kleinen Lycoperdaceen-Fruchtträgern. Ihre Oberfläche wird von einer papierartigen Haut, Rinde (»Peridie«), umgeben, welche aussen unregelmässig-warzig ist, und von deren Innenseite zahlreiche verworrene Fasern (Capillitium) in den sporenerfüllten Raum des Körpers ragen. Die Rinde besteht aus zwei leicht trennbaren, durch eine Lage feinkörnigen Schleims von einander geschiedenen Schichten. Die innere ist eine von der Fläche gesehen völlig homogene oder fein punctirte, im Durchschnitt betrachtet deutlich geschichtete, etwa $^1/_{130}$ Mm. dicke, hellbraune Membran. Die äussere, weit dickere Schicht besteht dagegen der Hauptmasse nach aus einem unregelmässig-mehrschichtigen Geflecht cylindrischer, röhrig hohler, ästiger Fasern, deren Dicke meist $^1/_{50}$ Mm. bis $^1/_{21}$ Mm. beträgt. Die Wand dieser ist (bis $^1/_{100}$ Mm.) dick, geschichtet, die äusseren Schichten homogen-gallertartig, die innerste fester und mit spaltenförmigen Tüpfeln oder netzförmiger Verdickung versehen. Zahlreiche Zweige der Rindenfasern biegen gegen die innere Rindenhaut und treten, diese durchbohrend, als Capillitiumfasern in den Innenraum. Sie sind hier nur von der innersten getüpfelten oder netzförmig, manchmal auch ringförmig verdickten Membranschicht bekleidet, die äusseren Schichten hören in der Innenrinde auf. Die erwähnten Membranverdickungen ragen nach aussen vor, als verschieden hohe und breite, oft sehr flache, runzelartige Leisten. Die Capillitiumfasern sind oft bandförmig zusammengedrückt, reich verästelt und vielfach netzartig verbunden. Die auf der Oberfläche der Rinde befindlichen Warzen

endlich sind derbwandige, ringsum geschlossene, mit dicht körnigem Inhalt erfüllte Blasen.

In sämmtlichen Sporenbehältern der Myxomyceten wird der vom Capillitium frei gelassene Raum durch die — meist in grosser Zahl vorhandenen — Sporen vollständig ausgefüllt. Alle Theile sind bis zur Reife von Wasser durchfeuchtet, mit der Reife verdunstet letzteres, die Wand des Sporenbehälters trocknet ein, um sich zum Behufe der Sporenausstreuung in verschiedener Weise zu öffnen. Ihre Dehiscenz geschieht meistens sehr unregelmässig: sie wird mit dem Austrocknen spröde und zerbricht bei der leisesten Berührung oder ganz spontan in Stückchen. So bei fast allen Physareen, auch Aethalium, Spumaria, Stemonitis u. s. f. Bei den Cribrarien zerfallen die nicht verdickten Stellen der Membran, die verdickten Leisten bleiben als zierliches Gitterwerk stehen. Die Rinde von Lycogala, Reticularia reisst auf dem Scheitel unregelmässig (ob spontan?) ein. Bei Diderma floriforme spaltet die äussere Schicht der Sporangienwand vom Scheitel aus in sternförmig divergirende Lappen. Bei Trichia und Arcyria wird die Dehiscenz und die Sporenausleerung jedenfalls durch die beim Austrocknen stattfindende Streckung des Capillitiums gefördert, bei ersterer Gattung überdies noch durch die hygroskopischen Bewegungen. Die Wand reisst hierbei entweder spontan ringförmig durch, im untersten (Arc. punicea, cinerea) oder oberen (Trich. rubiformis) Theile des Sporangiums, oder sie öffnet sich in unregelmässigen Rissen (Fig. 100, *a*, *b*), sei es spontan, sei es nach leiser Verletzung. Für die Einzelheiten sind die unten anzuführende Litteratur und zumal die systematischen Werke zu vergleichen.

Die reifen Sporen sind je nach den Arten verschieden gross, ihr Durchmesser schwankt etwa zwischen $^1/_{172}$ Mm. (Lycogala epidendron) und $^1/_{64}$ Mm. (Trichia chrysosperma). Bei vielen Arten kommen zwischen den typischen oft einzelne abnorm grosse vor. Von Wasser durchdrungen haben sie immer rundliche Form, beim Eintrocknen sinken sie oft zu concaver oder kahnförmiger Gestalt ein, vielen Pilzsporen gleich (vgl. Seite 133). Sie sind mit einer derben, ungeschichteten, selten (Trich. fallax, Didymium spec.) zweischichtigen Membran versehen, welche bei vielen Arten eine dünnere Stelle zeigt, die beim Keimen durchbrochen wird. Wenige Ausnahmen abgerechnet (z. B. Arcyr. cinerea) ist die Membran gleichmässig gefärbt: violett und violettbraun bei allen Physareen und Stemoniteen, gelb, roth u. s. w. bei anderen Formen. Die Farbe der Sporen gehört unzweifelhaft bei allen lebhaft gefärbten, und wahrscheinlich bei sämmtlichen, ausschliesslich der Membran an. Die Aussenfläche letzterer ist je nach Arten und Genera glatt oder warzig-punctirt, oder mit netzförmigen Leisten versehen (vgl. Fig. 100, *d*, 101, 3, 7, 8, 9).

Die Membran umschliesst einen dichten, homogen-trüben Protoplasmakörper, in welchem ein, bei abnorm grossen Exemplaren manchmal zwei Zellkerne liegen: durchscheinende runde Körper mit kleinem centralem Nucleolus. Ausserdem kommen zuweilen einzelne oder zahlreiche Oeltröpfchen oder Protoplasmakugeln (»Schleimklümpchen«) in dem Protoplasmakörper vor (Fig. 7—9).

Zellen, welche den Sporen durchaus ähnlich, nur meist grösser und unregelmässig gestaltet sind, füllen bei manchen Trichien und Arcyrien die ganze Höhlung des Stieles aus. Sie sind keimungsunfähig.

Was die stoffliche Beschaffenheit der Membranen von Sporangien

Capillitium und Sporen betrifft, so verhalten sich dieselben gegen Reagentien den incrustirten oder cuticularisirten pflanzlichen Cellulosehäuten im Allgemeinen ähnlich. Ihre Quellbarkeit in concentrirten Mineralsäuren und Alkalilösungen ist je nach dem Einzelfalle sehr verschieden. Die meisten Sporenmembranen zeigen in den genannten Flüssigkeiten kaum andere Veränderungen, als dass sie durchsichtiger werden; die violetten und braunvioletten der Physareen und Stemoniteen, sowie die Capillitiumfasern dieser Gruppen ändern durch Schwefelsäure ihre Farbe in blauviolett bis fast rein blau. Analysen der Membranen sind nicht vorhanden. Die blaue oder violette Iodfärbung der Cellulose tritt bei den meisten Membranen niemals ein. Ausnahmen hiervon fanden Wigand und ich bei Trichia furcata Wig., pyriformis und varia, wo die innersten Schichten junger Sporangienwände durch Iod und Schwefelsäure schmutzig blau werden; ferner bei den Membranen der Sporen und sporenähnlichen, den Stiel ausfüllenden Zellen von Arcyria cinerea, punicea, nutans, sowie den Sporen von Lycogala epidendron, deren Membranen sämmtlich durch Iod und Schwefelsäure schöne blaue Farbe annehmen. Weitere Einzelheiten vergleiche man in Wigand's und meinen unten zu nennenden Arbeiten.

II. Keimung der Sporen und Bildung der Plasmodien.

Die Sporen haben bei den darauf untersuchten Arten von dem Augenblick der Reife an die Fähigkeit zu keimen und behalten dieselbe, wenigstens bei den Physareen, Licea pannorum, zwei bis drei, selbst vier (Physarum macrocarpum nach Hoffmann) Jahre lang, wenn sie trocken aufbewahrt werden. An sechs Jahre aufbewahrten sah ich keine Keimung eintreten. Trichia rubiformis, varia keimen noch 6 bis 7 Monate nach der Reife, später, soweit die Beobachtungen reichen, nicht mehr. Bei den meisten Trichiaceen scheint die Keimfähigkeit noch schneller zu erlöschen, zumal bei den typischen Liceen und Cibrarien, deren Keimung noch nie beobachtet wurde.

Die Keimung erfolgt bei der Frühlings- und Sommertemperatur unserer Gegenden, wenn die Sporen in Wasser kommen, sowohl auf dem Objectträger des Mikroskops als auf den faulenden Pflanzenresten, welche die Schleimpilze im spontanen Zustand bewohnen. Ihre Anfänge wurden vielleicht schon 1841 von Berkeley gesehen, denn es ist nach den Abbildungen (Hooker's Journ. III.) kaum zweifelhaft, dass dessen Endodromia, in deren Sporen drehende Protoplasmabewegungen auftreten, einen Myxomyceten aus der Verwandtschaft von Stemonitis darstellt. Genauer bekannt wurden die Erscheinungen erst durch meine Arbeiten. Die Keimung erfolgt bei den untersuchten Genera (Physarum, Aethalium, Leocarpus, Didymium, Stemonitis, Trichia, Arcyria, Licea pannorum, Reticularia, Lycogala) immer in wesentlich gleicher Weise. Einzelne Widersprüche und Zweifel hierüber sind durch ihre Urheber selbst beseitigt worden.

Die keimende Spore schwillt zunächst durch Wasseraufsaugung etwas an, in dem Protoplasma erscheinen nahe seiner Oberfläche eine oder zwei kleine, abwechselnd verschwindende und wiederauftretende Vacuolen, in dem Protoplasma beobachtet man oft drehende Bewegungen, endlich — meist 12 bis 24 Stunden

nach der Aussaat — reisst die Membran auf, und der Protoplasmakörper quillt oder kriecht langsam aus der Oeffnung hervor (Fig. 9, 14). Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen nimmt der Körper Kugelgestalt an und bleibt ruhig vor der leeren Membran liegen. Bald, oft nach wenigen Minuten, treten auffallende Gestaltveränderungen ein. Der Umriss der Kugel beginnt sich undulirend zu bewegen und diese streckt sich, unter Austreiben und Wiedereinziehen spitzer Fortsätzchen, zu einem länglichen Körper, welcher sich, den Schwärmsporen der Algen ähnlich, schaukelnd im Wasser fortbewegt und hiernach als Schwärmer bezeichnet wird.

Dieser (Fig. 11, 27 *d*) ist an seinem bei der Bewegung vorderen Ende fein zugespitzt und die Spitze in eine lange, undulirend hin und her schwingende Cilie (ausnahmsweise zwei Cilien) ausgezogen. Das hintere Ende ist gewöhnlich stumpf abgerundet und trägt nur in seltenen, als Monstrositäten zu betrachtenden Fällen ebenfalls eine Cilie. Die Structur des Schwärmers ist eine ähnliche, wie vor dem Ausschlüpfen, nur dass die Körnchen des Protoplasmas in dem grösseren hinteren Theile des Schwärmers angesammelt sind, der vordere körnerfrei ist. Der Zellkern liegt in dem vorderen Theile. In dem Hinterende liegen eine bis drei Vacuolen, von denen mindestens eine eine sogenannte contractile ist, d. h. binnen etwa einer Minute abwechselnd bis zum völligen Verschwinden kleiner wird, dann wieder auftritt und sich bis zu einem $1/3$ bis $1/2$ der Körperbreite betragenden Maximum ausdehnt.

Die körnigen Einschlüsse, Schleimklümpchen u. s. f. bleiben entweder in dem Schwärmer, oder sie werden vor dem Ausschlüpfen aufgelöst oder ausgeschieden und in der Membran zurückgelassen. Eine Membran im eigentlichen Sinne des Wortes hat der Schwärmer nicht, wohl aber findet man ihn bei genauer Beobachtung von einer ziemlich breiten, schleimig-weichen, wasserhellen und nicht scharf umschriebenen Hülle umgeben.

Die Bewegung des Schwärmers ist von zweierlei Art: eine hüpfende und eine kriechende. Bei ersterer schwimmt derselbe frei in dem Wasser, in der Regel mit aufwärts gerichtetem Vorderende. Er rotirt um seine Längsachse und zwar in dem Mantel eines Kegels, dessen Spitze vom Hinterende gebildet wird. Die Cilie schwingt wellig hin und her, wodurch eine schaukelnde Bewegung und und ein Fortrücken nach einer Seite bewirkt wird. Die Rotation fehlt zuweilen. Gleichzeitig zeigt der Körper fortwährend mannigfache wellige Bewegungen seiner Oberfläche, Krümmungen, Zusammenziehung und Wiederausstreckung.

Bei der kriechenden Bewegung (Fig. 14, 26) liegt der Schwärmer dem festen Substrat auf, entweder wurmförmig nach einer Seite fortrückend, die Cilie vorangestreckt; oder rundliche Gestalt annehmend und wechselnd nach allen Seiten hin Fortsätze austreibend und wieder einziehend, nach Art von Amöben. Die Cilie ist hierbei oft völlig verschwunden, sie scheint eingezogen zu werden. Die kriechende Bewegung ist völlig derjenigen gleich, welche die frühere Protozoengattung Amoeba charakterisirt. Die wechselnden Fortsätze entsprechen den sogenannten Pseudopodien dieser und mögen im Folgenden mit diesem Namen benannt werden. Beide Arten der Bewegung, die kriechende und die hüpfende, gehen vielfach in einander über und können nicht selten an demselben Individuum mit einander abwechselnd beobachtet werden (vgl. Fig. 27, *b*—*d*).

Viele, vielleicht alle Schwärmer, vermehren sich durch Zweitheilung, und

zwar, wie aus ihrer in manchen Aussaaten enorm wachsenden Menge zu schliessen ist, mehrere Generationen hindurch. Vor der Theilung (Fig. **14**) wird die Bewegung träger, der Schwärmer zieht sich zur Kugelform zusammen, Cilie, Vacuolen und Kern verschwinden. Hierauf erscheint in der Mitte eine ringförmige Einschnürung, welche rasch tiefer wird, um den Körper nach wenigen Minuten in zwei kugelige Hälften zu theilen. Diese nehmen sofort wiederum die Eigenschaften beweglicher Schwärmer an.

Bei Didymium Libertianum und D. praecox wurde, ungefähr ebenso häufig wie das oben beschriebene Ausschlüpfen, eine Theilung des Protoplasmas innerhalb der Sporenmembran, und somit ein Auskriechen von je zwei Schwärmern beobachtet (Fig. **10**, **12**, **13**).

Die weitere Entwickelung der Schwärmer besteht darin, dass sie sich zu grösseren beweglichen Protoplasmakörpern, Plasmodien nach Cienkowski's Bezeichnung, vereinigen. Die hierbei stattfindenden Vorgänge hat Cienkowski bei Didymium leucopus, Libertianum und Licea pannorum auf dem Objectträger direct und lückenlos verfolgt. Eine Anzahl von mir mitgetheilter minder vollständiger Beobachtungen an Lycogala, Aethalium, Stemonitis, sowie die Aehnlichkeit aller fertigen Plasmodien unter einander, begründen die Annahme eines im Wesentlichen gleichen Entwickelungsvorganges für alle Myxomyceten.

Die direct beobachteten Erscheinungen bei der Plasmodienentwickelung sind folgende. Am zweiten, dritten Tage nach der Aussaat werden die Theilungen seltener, die Mehrzahl der Schwärmer geht in die kriechende, cilienlose Form über, viele sind etwas grösser als zu Anfang und enthalten einzelne grössere, stark lichtbrechende Körnchen. Die Schwärmer treten nun zu zwei bis vielen in Gruppen dicht zusammen und wieder auseinander (Fig. **16**—**19** *a*), endlich sieht man je zwei bis drei in innige Berührung treten und mit einander zu einem Körper, dem jungen Plasmodium verschmelzen (Fig. **18**, **19**, *b*). Dieses vergrössert sich, indem sich neue Schwärmer seiner Oberfläche anlegen und mit ihm vereinigen. Das neugebildete Plasmodium ist durch beträchtlichere Grösse von den cilienlosen Schwärmern unterschieden. Seine Bewegungen und Formveränderungen sind die gleichen wie bei diesen. Die Kerne und contractilen Vacuolen, welche an den Schwärmern bis zur Verschmelzung deutlich sind, verschwinden im Momente, wo letztere geschieht. Grössere, zahlreichere Vacuolen treten auf, und mit dem Wachsthum allmählich die Körnerströmung und die festen Einschlüsse, welche in dem folgenden Abschnitt beschrieben werden sollen (Fig. **20** bis **22**).

III. Das Plasmodium.

Die Plasmodien, deren erste Entstehung eben beschrieben wurde, sind jene schleimigen oder rahmartigen Körper, aus welchen, wie man seit Micheli und besonders durch Fries' treffliche Darstellungen weiss, die Sporenbehälter aller Myxomyceten entstehen, und welche diesen den Namen Schleimpilze verschafft haben.

Die fertigen Plasmodien treten in zweierlei Modificationen auf. Erstlich als

verzweigte, netzförmig verbundene Adern (Mesentericae Fries, wegen ihres gekröseartigen Aussehens), welche sich auf der Oberfläche oder in grösseren Lücken des Substrats und auf jedem beliebigen feuchten Körper, auch dem Objectträger, ausbreiten können; zweitens in Form dünner, unscheinbarer, im Innern faulen Holzes vorkommender Stränge. Die erstere Form ist vorzugsweise den Physareen, die andere den meisten übrigen Myxomyceten eigen.

Die Eigenschaften des lebenden Plasmodiums können, dem Gesagten zufolge, an den Mesentericae, z. B. Aethalium, Physarum, Didymium, am besten studirt werden. Wie schon angedeutet, stellen diese reich verzweigte Adernetze dar (Fig. 4), welche meist fächerförmig ausgebreitet und an dem einen, vorderen Rande der Ausbreitung mit besonders zahlreichen Zweigen und Anastomosen versehen sind. Letztere sind in vielen Fällen breit und mit Ausnahme des äussersten Randes flach. Das Vorderende erhält hierdurch das Ansehen einer siebartig durchlöcherten Platte, welche mit wulstigem, gekerbtem Rande versehen und von den stärkeren Zweigen wie von angeschwollenen Venen durchzogen ist. Die Grösse dieser Körper ist nach Arten und Individuen verschieden. Bei Didym. leucopus, Libertianum sind sie oft mit blossem Auge kaum erkennbar, bei anderen, z. B. Didym. praecox, serpula, Leocarpus vernicosus, Diachea werden die Ausbreitungen zoll- und fussgross, die stärkeren Aeste bis 1 Millimeter dick. — Die meisten Plasmodien sind farblos, viele gelb (z. B. Aethal. septicum, Did. serpula) oder rothgelb (Phys. psittacinum) gefärbt. Alle sind von weicher Consistenz, leicht zu einer formlosen Schmiere verstreichbar. Das Mikroskop lässt an dem Plasmodium zunächst eine farblose, homogen trübe Grundmasse unterscheiden, welche die Eigenschaften des Protoplasmas besitzt (Fig. 20—23). Diese ist an der Oberfläche der stärkeren Aeste oft deutlich dichter als in der Mitte, eine feste Randschicht bildend, welche in der Durchschnittsansicht oft einer Membran gleicht, jedoch nie von dem übrigen Protoplasma scharf trennbar ist und an demselben Puncte abwechselnd verschwinden und wieder deutlich werden kann. Im Innern der Grundsubstanz treten häufig Vacuolen auf, theils kleine, abwechselnd verschwindende und wiedererscheinende, theils grössere, stabile. Die Grundsubstanz ist ferner stets durchsäet von zahlreichen Körnern, deren Menge nach Arten wechselt. Dieselben sind theils kugelig, dunkel contourirt, glänzend und aus kohlensaurem Kalk gebildet (Fig. 23); theils klein, auch bei starker Vergrösserung punctförmig und von unbestimmbarer stofflicher Beschaffenheit. Hie und da kommen einzelne grössere, dem Protoplasma anscheinend stofflich gleiche Kugeln vor. Der Farbstoff ist, wo er vorkommt, stets ein Begleiter der Körner, zumal der aus Kalk bestehenden. Er scheint theils einen dünnen Ueberzug über diese zu bilden, theils kommt er vor in Form grösserer, zarter rundlicher oder unregelmässig gestalteter Körper, deren Mitte ein oder mehrere Kalkkörner eingelagert sind. Der Farbstoff ist in Alkohol löslich, wenigstens bei Aethalium und Didym. serpula.

Die auffallendste Erscheinung an dem Plasmodium ist seine stete, je nach Species und nach noch näher zu untersuchenden äusseren Bedingungen verschiedene, lebhafte Bewegung. Dieselbe besteht theils in Gestaltveränderungen, theils in einem lebhaft strömenden Fortrücken der Körnermasse im Innern. Erstere sind an den stärkeren Aesten grösserer Formen schon mit blossem Auge oder der Lupe sichtbar. Mit dem Mikroskop erkennt man an

den Zweigen jeglicher Ordnung einen continuirlichen Wechsel des Umrisses, theils in Form leichter welliger Bewegung, theils eines steten Austreibens und Wiedereinziehens kleiner spitzer tentakelartiger Fortsätzchen oder Pseudopodien. (Fig. 21, 23). Einzelne dieser, oder einzelne flache Vorragungen der Hauptäste schwellen zu kolbiger Form und alsbald zu grösseren Zweigen an, während anderwärts Aeste kleiner werden und allmählich in den Hauptstamm zurückfliessen. Hier wachsen zwei Aeste gegen einander bis sie sich berühren und zu einer Anastomose verschmelzen; dort schnürt sich ein Ast irgendwo ein bis zur Trennung in zwei Stücke. Es ist klar, dass durch diese Vorgänge ein Plasmodium in mehrere getrennt und mehrere zu einem vereinigt werden können. Nach Cienkowski's und meinen Beobachtungen vereinigen sich jedoch niemals die Plasmodien verschiedener Species. Die Aeste jeden Grades und jeder Stärke nehmen an den Bewegungen Theil, am lebhaftesten je kleiner sie sind. Der Wechsel der Bewegungen findet an allen Puncten des Plasmodiums statt, so jedoch, dass an dem vorderen Rande das Austreiben, an dem entgegengesetzten das Einziehen der Aeste vorwiegt. Daher ein oft lebhaftes Fortwandern des Plasmodiums nach der Seite des jeweiligen Vorderrandes, dessen Lage übrigens selbst einem Wechsel unterworfen ist.

An der strömenden Bewegung nimmt oft, zumal in den fadenförmigen Zweigen, die ganze Masse des Plasmodiums Theil, mit Ausnahme der festeren Randschicht; die letztere umgibt eine von Körnern dicht durchsäete Masse, welche der Länge des Zweiges nach fortzufliessen scheint. In anderen Fällen ist die Peripherie strömungsfrei, einen entweder nur aus homogenem Protoplasma bestehenden oder von ruhenden Körnern durchsäeten Saum bildend, dessen Umriss sich wellig bewegt oder Pseudopodien treibt und einzieht. In den häutigen Ausbreitungen sieht man oft schmale Ströme das ruhende Protoplasma durchziehen. Es hat alsdann oft den Anschein, als bewege sich eine körnerführende Flüssigkeit in festwandigen Canälen; allein man sieht nicht selten die strömende Masse die Beschaffenheit der ruhenden annehmen und umgekehrt in letzterer an beliebigen Puncten Strömungen beginnen, Ruhe und Bewegung also in der gleichen Substanz abwechseln. Die Richtung der einzelnen Ströme ist gleich den peripherischen Bewegungen einem steten Wechsel unterworfen. Doch beobachtet man immer, dass in die anschwellenden und vorrückenden Enden die Körnermasse vorzugsweise einströmt, die hiermit abwechselnde, rückläufige Bewegung schwächer und von kürzerer Dauer ist; und dass das umgekehrte Verhältniss bei den Zweigen stattfindet, welche eingezogen werden. Für die Gestaltveränderungen im Grossen und die Fortbewegung des Plasmodiums ist daher das Strömen von vorwiegender Bedeutung.

Für die ausführlichere Beschreibung der wechselvollen Erscheinungen und die Erklärung der Protoplasmabewegungen muss hier auf die Monographien und Band I und IV dieses Handbuches verwiesen werden.

Die Oberfläche der Physareen-Plasmodien, welche ich untersucht habe, wird von einer schleimig-weichen, nach aussen nicht scharf abgegrenzten Hülle überzogen, welche von der Randschichte wohl zu unterscheiden ist. Sie bildet um die stärkeren Zweige einen oft über $1/_{100}$ Mm. dicken Saum, welcher an sich farblos und glashell, sehr oft aber mit anklebenden Schmutztheilchen bedeckt ist. Sie besteht aus einer klebrigen, in Wasser quellenden, in Alkohol schrumpfenden

durch Iod kaum gefärbten, also vom Protoplasma verschiedenen Substanz. Sie folgt den Bewegungen passiv. An den Orten, welche ein Plasmodium verlassen hat, bleiben von ihr oft Theile kleben, als dünne Schleimstreifchen. Um die rasch anschwellenden Zweigenden ist die Hülle oft sehr dünn, um die feinen Pseudopodien nicht nachweisbar, also entweder von diesen durchbohrt oder bis zur Unkenntlichkeit vorgetrieben.

Die Plasmodien der Stemoniteen, Trichiaceen und Lycogala haben in der Hauptsache jedenfalls die gleiche Structur und Beweglichkeit wie die Mesentericae der Physareen. Nur ermangeln sie immer der Kalkkörnchen, erscheinen daher meistens viel feinkörniger als bei genannter Gruppe. Eine Ausnahme hiervon machen die schwarzblauen oder violettbraunen der Cribrarien und Dictydien, welche grosse braune, aus organischer Substanz bestehende Körnchen enthalten, übrigens noch sehr unvollständig untersucht sind. Die in faulem Holze lebenden Plasmodien von Lycogala sind, wie ich neuerdings wiederum bestätigt fand, von einer derben, farblosen Membran umgeben; ähnliches beobachtete ich früher bei Arcyria punicea. Wie sich diese Membran bei den Bewegungen verhält, ist noch zu untersuchen; an in Wasser cultivirten Exemplaren von Lycogala konnte ich sie früher nicht wahrnehmen. Alle die letzterwähnten Plasmodien sind unscheinbare Körper, deren stärkere Aeste bei Arcyr. punicea nicht über $^1/_{44}$ Mm., bei Lycogala nicht über $^1/_{38}$ Mm. dick werden. Sie leben meist im Innern fauler Pflanzentheile, zumal faulen Holzes und werden dem unbewaffneten Auge erst sichtbar, wenn sie zum Behuf der Fruchtbildung an die Oberfläche treten.

Im Innern der Plasmodien, zumal der Physareen, beobachtet man sehr oft feste fremde Körper, Fragmente abgestorbener Pflanzenzellen, Sporen von Pilzen, Myxomyceten u. s. f., Stärkekörner, Farbstoffstückchen, wenn solche in die Nähe des Plasmodiums gebracht worden waren (Fig. 21, 22). Sie finden sich schon in den kleinsten, aus der Vereinigung cilienloser Schwärmer entstandenen Exemplaren, deren Unterscheidung von den Schwärmern sie erleichtern. Die festen Körper werden durch bestimmte Bewegungen aufgenommen. Die Oberfläche des Plasmodiums erhebt sich nämlich wulstartig um den sie berührenden Körper, und die Wulstränder fliessen nach und nach über diesem zusammen. Es ist hiernach nicht anzunehmen, dass die fremden Körper bloss zufällig in das Plasmodium eindringen. Rings um den aufgenommenen Körper sammelt sich oft eine Schichte wässeriger Flüssigkeit, so dass derselbe in eine Vacuole zu liegen kommt, wie die Ingesta der Infusorien in die sogenannten Magenblasen. Ueber die Veränderungen, welche die aufgenommenen Körper im Innern des Plasmodiums etwa erleiden, liegt die eine sichere Beobachtung vor, dass bei Didym. serpula Carmin aufgelöst wurde. Diese Species nahm genannten Farbstoff in Menge auf, während Did. Libertianum denselben kaum oder gar nicht schluckte und nie löste. Von den aufgenommenen festen Körpern werden, wie directe Beobachtung zeigt, wenigstens die grösseren — vor der Sporangienbildung — aus dem Plasmodium wieder ausgestossen. Alle diese Thatsachen deuten darauf hin, dass die festen Ingesta zum Zwecke der Ernährung gefressen werden. Beobachtungen an Did. Libertianum haben gezeigt, dass die Plasmodien auch ohne Verschmelzung mit anderen oder mit neuhinzukommenden Schwärmern bedeutend an Grösse zunehmen können. Inwieweit hierbei eine Vermehrung der festen Körper-

substanz stattfindet, inwieweit solche auf Rechnung der festen Ingesta oder flüssiger Nahrung kommt, ist noch zu untersuchen.

IV. Entwickelung der Sporenbehälter.

Die Sporenbehälter der Myxomyceten entstehen unmittelbar aus den Plasmodien, und zwar in verschiedener Weise, je nachdem sie zu den oben bezeichneten Sporangien oder den Fruchtkörpern werden.

Die Sporangienentwickelung gliedert sich in den Process der Formung, die Bildung der Sporangiumwand, die Sonderung des Sporenplasma, die Ausbildung des Capillitiums und der Sporen.

Die Formung besteht darin, dass sich ein Plasmodium unter den beschriebenen Bewegungserscheinungen entweder zu einem zuletzt stabile Form annehmenden Sporangium zusammenzieht, oder sich in mehrere und viele, zu je einem Sporangium werdende Stücke trennt. Bei den flach auf dem Substrat sitzenden Sporangien, zumal den röhren- und netzförmigen, ist der Vorgang nicht wesentlich von den oben beschriebenen Gestaltveränderungen verschieden. Aufrechte, mit schmaler Basis ansitzende oder gestielte Sporangien beginnen als knotenförmige Anschwellungen, welche sich allmählich zu der definitiven Form erheben, indem die Substanz des Plasmodiums oder seiner Stücke in sie einwandert (Fig. 4, 5). Bei den mit büschelig gehäuften Sporangien versehenen Arten (z. B. Stemonitis fasciculata P., Trichia rubiformis) ziehen sich die Plasmodien erst zu circumscripten, flachen, meist wulstig unebenen Körpern zusammen, von deren Oberfläche sich dann die Anlagen der Sporangien als Anschwellungen erheben. Bei den auf die Formung folgenden Vorgängen verhalten sich Stemonitis und Enerthenema abweichend von den übrigen Genera. Von letzteren soll zuerst die Rede sein.

Die Hülle des Plasmodiums umgibt die Sporangiumanlage von Anfang an; ein Theil derselben bleibt meistens, collabirend und endlich vertrocknend, am Substrat haften. Der die Sporangiumanlage umgebende Theil nimmt allmählich die Structur und Festigkeit der fertigen Sporangiumwand an; bei den gestielten Formen beginnt das Festwerden an der Stielbasis und schreitet nach oben fort; die ersterhärteten Membranportionen dienen dem aufwärts wandernden Protoplasma als Stütze.

Hat das Sporangium seine definitive Gestalt angenommen, so beginnt die Sonderung des Sporenplasma. Am auffallendsten tritt diese bei den Physareen hervor, deren Plasmodium Kalkkörnchen und Pigment enthält. Bei Physarum und den anderen Genera mit körnigen Kalkanhäufungen in dem reifen Sporangium lagern sich diese Theile theils der Wand ein und an, theils rücken sie zu verschieden gestalteten Massen zusammen, welche durch den Raum des Sporangiums zerstreut sind und den späteren Kalkblasen entsprechen. Bei Didymium und analogen Formen werden die in dem Plasmodium enthaltenen Kalkkörnchen gelöst und die Lösung aus dem Sporangium ausgeschieden, denn während die Körner im Innern verschwinden, erscheinen auf der Aussenfläche die Krystalle. Bei Didym. serpula, der einzigen hierher gehörenden genauer bekannten Art

mit gefärbten Plasmodien, ballt sich der gelbe Farbstoff zu rundlichen Massen zusammen, den Anfängen der Pigmentbehälter. Die durch diese Processe von Kalk und Pigment, vielleicht auch noch von den letzten Ueberbleibseln fester Ingesta befreite Hauptmasse des Protoplasma, welche ich Sporenplasma nenne, stellt eine farblose, gleichmässig feinkörnige, schleimige Substanz dar. Bei den kalkfreien Arten (Trichiaceen) wird die ganze Protoplasmamasse zum Sporenplasma; wenigstens sind die aus diesem ausgeschiedenen, vielleicht von festen Ingesten herrührenden klumpigen Massen, welche zumal im Stiele zurückbleiben, relativ unbedeutend.

Ein verhältnissmässig kleiner Theil des Sporenplasmas wird zur Bildung des Capillitiums, die Hauptmasse zur Sporenbildung verwendet. Es treten in derselben Zellkerne in rasch wachsender Zahl auf, zuletzt theilt sich das Plasma simultan in sehr zahlreiche, rundliche Portionen, deren jede einen Zellkern einschliesst und, sich mit einer Membran umgebend, zur Spore heranreift. Die eben angelegten Sporen sind meist etwas grösser, jedenfalls nie kleiner als die reifen. — Die Behauptung, dass die Sporen von dem Capillitium abgeschnürt werden, ist für alle Fälle unrichtig; Angaben, welche sie zu mehreren in einer Mutterzelle entstehen lassen, haben nur für seltene, und theilweise abnorme Ausnahmsfälle Geltung (vgl. Mycetozoen, p. 72, und die Erklärung der Fig. 8).

Die Entwickelung des Capillitiums beginnt gleichzeitig mit dem Auftreten der ersten Sporenkerne, oder vielleicht schon vorher; und zwar wird dasselbe in seiner ganzen Ausdehnung ungemein schnell angelegt. Die jüngsten sicher beobachteten Zustände desselben zeigen immer schon alle Theile wie zur Zeit der Reife angeordnet, nur dass dieselben zunächst überaus zart sind und erst allmählich ihre spätere Derbheit, Membranverdickungen u. s. f. annehmen.

Die besonderen Eigenthümlichkeiten von Stemonitis, auf welche oben angedeutet wurde, betreffen die Bildung von Stiel und Columella. Nach Beginn der Formung tritt in der noch mit breiter kreisrunder Fläche auf dem Substrat sitzenden Sporangiumanlage eine axile, hellbraune, hohlcylindrische Mittelsäule auf, deren Basis sich in eine dem Substrat aufliegende Haut ausbreitet. Die Mittelsäule verlängert sich durch Spitzenwachsthum und nimmt, von unten nach oben fortschreitend, allmählich die im Abschnitt I. beschriebene Stielstructur an, während sich die umgebende Protoplasmamasse gleichzeitig streckt, und zumal an ihrer Basis derart verschmälert, dass sie das Substrat zuletzt nur in einer dem Umfang der Mittelsäule entsprechenden Kreislinie berührt. Die Mittelsäule fährt noch jetzt fort, sich zu verlängern, und der Protoplasmakörper rückt, sie fest umfassend, an ihr in die Höhe. Ihr unterer Theil wird hierdurch vom Protoplasma entblösst, er stellt den Stiel dar. Je nach den Arten bleibt die Sporangiumwand um den Stiel erhalten, als ein Sack, innerhalb dessen das Protoplasma in die Höhe rückt und dessen unterer, entleerter Theil den Stiel als eine runzelige Scheide umgibt (St. typhoides), oder die Wand löst sich mit dem Protoplasma von der Stielbasis los und rückt mit jenem, ihm überall fest anliegend, in die Höhe. Das obere Ende der Mittelsäule bleibt während dieser Bewegung eine Strecke weit von dem Scheitel des Sporangiums entfernt. Ist der Stiel auf die für die Species characteristische Länge entblösst, so steht die Bewegung still und innerhalb des Protoplasmas erfolgt nun sofort die Bildung des Capillitiums und der Sporen auf die oben beschriebene Weise.

Bei Enerthenema (Stem. papillata P.) ist der Entwickelungsprocess dem beschriebenen ähnlich, die Mittelsäule erreicht aber in der Sporangiumanlage ihre volle Länge, ohne dass sich das Protoplasma von dem Substrat ablöst. Sie erhält innerhalb jenes eine bogig gekrümmte Gestalt, ihr oberes Ende reicht bis zu der dem späteren Scheitel entsprechenden Stelle der Oberfläche. Zuletzt streckt sich die Säule gerade und hebt die sie umgebende Protoplasmamasse gleichsam in die Höhe; ihr unterer Theil wird hierdurch entblösst und zum Stiele.

Die grossen, oben als Fruchtkörper bezeichneten Sporenbehälter entstehen dadurch, dass viele Plasmodien von allen Seiten her an eine Stelle wandern und sich zur Anlage des Körpers vereinigen. Dieser besteht anfangs aus einem überall gleichartigen Geflechte von Plasmodiumästen. Hat das Hinzutreten neuer Plasmodien sein Ende erreicht, so beginnt die Differenzirung der Theile. Bei Aethalium sondert sich das farblose, feinkörnige Sporenplasma von den Kalkkörnern und dem Pigment genau wie bei Physarum. Jenes wandert aus den peripherischen Lagen des Geflechts vollständig in die hierdurch anschwellenden Aeste des Mitteltheils, und in diesen erfolgt Sporen-, Capillitium- und Wandbildung wie in den Physarum-Sporangien. In den peripherischen Lagen bleibt nur Kalk und Pigment innerhalb der Hüllen: diese collabiren daher zu der im I. Abschnitt beschriebenen kalkigen Rinde.

In welcher Weise bei Lycogala, Reticularia die Differenzirung erfolgt, ist noch nicht genau bekannt. Die Sporen entstehen hier überall auf die oben beschriebene Weise.

Die Entwickelung der Myxomyceten erfolgt, wie schon viele ältere Angaben zeigen, unter günstigen Bedingungen sehr schnell.

Bei Aussaaten von Didym. Libertianum auf den Objectträger erhielt Cienkowski nach vier Tagen ausgebildete Plasmodien, die am fünften Tage Sporangien bildeten. Nach einer Anzahl von Beobachtungen an spontan entwickelten Plasmodien ist zu der Ausbildung der Sporenbehälter, von dem ersten Beginn der Formung bis zur Reife ein Zeitraum von durchschnittlich etwa 12 Stunden erforderlich, schnellere oder langsamere Entwickelung findet theils bei einzelnen Arten, theils je nach Temperatur und Wassergehalt der Umgebung statt.

Der reife Sporenbehälter ist zuerst überall von Wasser durchtränkt, die Sporen durch zwischengelagerte dünne Wasserschichten verbunden. Nach vollendeter Reife erfolgt Verdunstung des Wassers, und hiermit die im I. Abschnitt beschriebene Dehiscenz und Verstäubung der Sporen.

V. Ruhezustände.

Die beweglichen Entwickelungsglieder der Myxomyceten haben die Fähigkeit, in Ruhezustände überzugehen, aus welchen sie, unter geeigneten Bedingungen, wiederum in den Zustand der Beweglichkeit zurückkehren können. Man kennt zur Zeit drei Ruheformen: Mikrocysten, derbwandige Cysten (Cienkowski) und Sclerotien.

Wie Culturen von Did. Libertianum bestimmt gezeigt haben, sind die Ruhe-

zustände keinesfalls nothwendige Glieder des Entwickelungsganges. Ihre Bildung scheint vielmehr überall dadurch veranlasst zu werden, dass die Fortentwickelung der Schwärmer zu Plasmodien oder dieser zu Sporangien gestört wird durch unzureichende Ernährung, langsame Austrocknung, langsame Abkühlung unter ein gewisses Minimum. Allerdings liegt eine Anzahl von Beobachtungen vor, welche auf noch andere, zur Zeit unbekannte Ursachen hindeuten. Die Wiederaufnahme der Beweglichkeit erfolgt, wenn die Körper nach Austrocknung (bei geeigneter Temperatur) wiederum in Wasser gebracht werden.

Mit dem Namen Mikrocysten hat Cienkowski den Ruhezustand der Schwärmer bezeichnet. Unter den angegebenen Bedingungen nehmen diese die Gestalt von Kugeln an, welche kleiner als die Sporen, von einer sehr zarten, farblosen Membran umgeben (Licea pannorum nach Cienkowski) oder membranlos, aber mit einer sehr festen Randschicht versehen sind (Fig. 25). Im Uebrigen bleibt ihre Structur der von beweglichen Schwärmern gleich; nur dass die Vacuolen in vielen Fällen verschwinden und das Protoplasma grössere Dichtigkeit erhält. Die Schwärmer bleiben in diesem eingekugelten Zustande bei völliger Austrocknung lebensfähig, über zwei Monate lang bei Did. praecox, Libertianum; wann ihre Lebensfähigkeit aufhört, ist noch nicht untersucht. Wieder in Wasser gebracht, kehren sie zu der beweglichen Schwärmerform zurück, um so schneller, je kürzer die Austrocknung gedauert hatte (Fig. 26, 27). Die von Licea pannorum streifen hierbei ihre Membran ab.

Die derbwandigen Cysten und Sclerotien sind Ruhezustände der Plasmodien. Jene wurden von mir bei Aethalium in vereinzelten Fällen beobachtet, von Cienkowski bei Licea pannorum in ihrer Entwickelung vollständig verfolgt. Bei beiden Arten waren es jugendliche Plasmodien, welche die Cysten bildeten. Nach Cienkowski's Beobachtung theilt sich das Plasmodium durch Zerreissung seiner Zweige in Stücke von sehr ungleicher Grösse, welche ihre Fortsätze einziehen und die Gestalt glatter Kugeln annehmen. Auf der Oberfläche dieser tritt nun eine Membran auf, welche beträchtliche Dicke, runzelig krause Oberfläche und dunkelbraune Farbe erhält. Innerhalb dieser Membran zieht sich das Protoplasma noch weiter zusammen und bildet an seiner Oberfläche eine zweite, doppelt contourirte Haut. Nach mehrwöchentlichem Austrocknen wiederum in Wasser gebracht, blieben die Kugeln zuerst einige Wochen lang unverändert, dann traten langsame wellige Bewegungen des Protoplasmakörpers ein, endlich sah man diesen anschwellen, die umgebenden Häute durchbohren und, mit allen Eigenschaften eines Plasmodiums versehen, langsam aus denselben hervorkriechen.

Die Sclerotien sind die Ruhezustände der erwachsenen Plasmodien. Sie wurden beobachtet bei Didymium leucopus, Libertianum, serpula, Aethalium septicum, Physarum sinuosum, Licea pannorum und einer Anzahl nicht näher bestimmter Physareen, vielleicht auch von Corda (Icon. fung. II, Fig. 87, *b*) bei Stemonitis. Sie stellen zum Theil die Formen dar, aus welchen Persoon seine Pilzgattung Phlebomorpha bildete.

Wenn ihre Bildung beginnt, werden die feineren Fortsätze des Plasmodiums eingezogen, dieses nimmt die Gestalt einer siebartigen Platte oder (Aethalium) eines unregelmässig höckerigen Knöllchens an, die Körner vertheilen sich gleichmässig in der Grundsubstanz, die festen Ingesta werden ausgeschieden, allmählich

hört die Bewegung auf und der ganze Körper zerfällt in eine Unzahl rundlicher oder polyedrischer Zellen von durchschnittlich $^1/_{40}$ Mm. bis $^1/_{27}$ Mm. Durchmesser. Der Körper erhält hiermit wachsartige Consistenz und trocknet zu einer hornartig spröden Masse ein, ähnlich vielen Pilzsclerotien.

Die einzelne Zelle (Fig. 24, 28) besteht die Hauptmasse nach aus einem festen Protoplasmakörper, welcher Vacuolen verschiedener Zahl und Grösse, Pigment und Körner in ähnlicher Vertheilung wie die beweglichen Plasmodien einschliesst und meist eine scharf abgesetzte Randschicht zeigt. An den kräftig entwickelten Sclerotien mancher Arten (z. B. Aethalium, Didym. serpula) ist der Protoplasmakörper von einer deutlichen farblosen Membran umgeben (Fig. 28), welche bei den genannten beiden Arten in Iod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod Cellulosefärbung annimmt. Die Membranen sind mit einander fest verbunden, entweder unmittelbar oder (Aethalium) durch eine homogene, in Wasser erweichende Zwischensubstanz. Kleine, schwach entwickelte Exemplare der genannten Arten, sowie alle bis jetzt untersuchten Sclerotien anderer (z. B. Did. Libertianum) lassen keine deutlichen Membranen um die Protoplasmakörper erkennen.

Die Aussenfläche der Sclerotien wird meistens von einer Lage jener homogenen quellbaren Substanz bedeckt, welche sich bei Aethalium zwischen den Zellen findet. Auf derselben sind ferner vielfach (Aethalium, Didymium) Schuppen oder Körner, oder Krystalle von kohlensaurem Kalk abgelagert, welcher bei der Sclerotienbildung ausgeschieden werden muss.

Wenn ein reifes, trockenes Sclerotium in Wasser gebracht wird, so quillt es sofort auf, und, oft schon nach 6 bis 15 Stunden, bei älteren Exemplaren nach längerer, selbst mehrere Tage dauernder Frist, fliessen seine Zellen wiederum zu einem beweglichen Plasmodium zusammen. Wo Cellulosehäute vorhanden sind, werden diese zuvor aufgelöst. Der Vorgang beginnt an der Oberfläche und schreitet nach der Mitte zu fort.

Beobachtet man isolirte Sclerotienzellen, so sieht man einige Stunden nach dem Befeuchten contractile Vacuolen in ihnen auftreten, dann beginnt Austreibung beweglicher Aeste und Pseudopodien und Fortkriechen nach Art von Plasmodien. Wo die beweglichen Zellen einander begegnen und berühren, verschmelzen sie, wo sie noch ruhenden begegnen, werden diese verschluckt. Auf diese Weise entsteht allmählich ein grösseres, viele verschluckte Sclerotiumzellen enthaltendes Plasmodium. Diese von Cienkowski zuerst an Did. Libertianum beobachteten Erscheinungen geben über die Entstehung des Plasmodiums aus dem zusammenhängenden Sclerotium Aufschluss. Auch in den aus unzerlegten Sclerotien neu entstandenen Plasmodien sieht man immer eine Menge Sclerotiumzellen, theils unveränderte, theils deutlich abgestorbene, von dem Körnerstrome mitgeführt werden. Nach und nach werden dieselben seltener, um zuletzt ganz zu verschwinden; sie werden also entweder aufgelöst oder verschmelzen mit der übrigen Plasmodiumsubstanz.

Die trockenen Sclerotien, welche untersucht sind, bleiben zumeist etwa 6 bis 8 Monate lebenskräftig. Aethalium und Didym. serpula verbringen, nach mehrfacher directer Beobachtung, kalte und trockene Jahreszeit im Sclerotiumzustand, um bei feuchter und warmer Witterung wieder in den beweglichen überzugehen. Länger als 7 bis 8 Monate dauerte die Lebensfähigkeit in den

meisten beobachteten Fällen nicht, doch blieben Sclerotien von Didym. serpula über ein Jahr lebend (andere nur 7 Monate), und Léveillé führt (Ann. sc. nat. 2e Sér. T. XX, p. 216) eine Beobachtung an, derzufolge ein Myxomyceten-sclerotium nach 20jähriger Aufbewahrung noch in den beweglichen Zustand überging.

Die vorstehenden Abschnitte enthalten die zur Zeit von der Entwickelung der Myxomyceten bekannten Thatsachen. Ob wir mit diesen den ganzen Entwickelungsgang kennen, haben fernere Untersuchungen zu entscheiden. Zu solchen fordert die von Cienkowski und mir wiederholt beobachtete Erscheinung auf, dass (z. B. bei Did. Libertianum) in Aussaaten auf dem Objectträger öfters keine Plasmodiumbildung eintritt, die gewöhnlichen cilienlosen Schwärmer aber seltener werden und dafür grössere Körper auftreten, welche jenen in Bau und Bewegung ähnlich sind und Arten des vieldeutigen Formgenus Amoeba (A. guttula, Limax Dujard.) gleichen. Diese Amöben erhalten sich wochenlang unverändert. Ob sie aus den Schwärmern entstehen oder fremden, vielleicht auf Kosten letzterer lebenden Organismen zugehören, und was zuletzt aus ihnen wird, ist ungewiss.

Mit den beweglichen Zuständen der Myxomyceten hat eine zur Zeit 9 Arten umfassende Gruppe mikroskopisch kleiner Organismen grosse Aehnlichkeit, welche Cienkowski, dem wir ihre genaue Kenntniss verdanken, als Monaden bezeichnet. Eine Anzahl derselben (Monas, Pseudospora, Colpodella) beginnt ihre Entwickelung in der Form von bewimperten Schwärmern, welche denen der Myxomyceten im Wesentlichen gleich sind. Die Schwärmer wachsen heran und zwar, Colpodella ausgenommen, zu Körpern, welche sich nach Art kleiner Plasmodien kriechend und Pseudopodien austreibend bewegen. Dieselben gleichen den Amöben der älteren Zoologen und werden mit diesem Namen bezeichnet. Von den Plasmodien sind sie dadurch verschieden, dass sie nicht aus der Vereinigung mehrerer Schwärmer entstehen und bei der Mehrzahl der Arten einen oder selbst mehrere (Nuclearia) deutliche Zellenkerne enthalten. Nur Monas amyli Cienk. bildet, den Myxomyceten ähnlich, durch Verschmelzung mehrerer Schwärmer kleine Plasmodien. Diese, bei den anderen Arten die Amöben, bei Colpodella die Schwärmer selbst, nehmen zuletzt Kugelform an, sondern an ihrer Oberfläche eine Membran ab, und innerhalb dieser theilt sich das Protoplasma in eine Anzahl Segmente, welche sofort als Schwärmer wieder ausschlüpfen und den Entwickelungsgang von neuem beginnen. Andere Exemplare gehen innerhalb der erwähnten Membran in einen den derbwandigen Myxomycetencysten durchaus ähnlichen Ruhezustand über.

Eine andere Gruppe von Gattungen (Vampyrella, Nuclearia) ist von den beschriebenen dadurch verschieden, dass der Schwärmerzustand fehlt; der eingekugelte Protoplasmakörper theilt sich innerhalb der zarten Membran in zwei bis vier Portionen, deren jede in Form einer mit fadenförmigen Pseudopodien versehenen Amöbe die Membran verlässt. Bei Nuclearia simplex sah Cienkowski

aus der Cyste wieder eine Amöbe ausschlüpfen, für alle anderen Formen ist das Ende des Ruhezustandes nicht beobachtet.

Alle hierher gehörenden Formen nehmen grosse Mengen fester organischer Körper in sich auf und zwar als Nahrung, denn die Ingesta werden zu Gunsten der wachsenden Körpersubstanz in der Monade grossentheils aufgelöst; ein anderer Theil wird häufig vor der Theilung oder Encystirung innerhalb der Membran unverbraucht ausgestossen, meist in Form missfarbiger Klumpen oder Körner.

Die Nahrungsaufnahme und Qualität der Nahrung ist je nach den einzelnen Arten verschieden. Erstere findet entweder an beliebigen Stellen des Körpers und wie die Aufnahme fester Ingesta durch die Myxomycetenplasmodien statt (Vampyrella vorax, Monas, Pseudospora) oder an bestimmten Puncten der Körperoberfläche. Was die Qualität der Nahrung betrifft, so nehmen Nuclearia, Pseudospora Nitellarum Theile zersetzter Algenzellen auf, Monas amyli Stärkekörner, Vampyrella vorax lebende Diatomeen und Desmidiaceen. Colpodella pugnax, Vampyrella pendula, V. Spirogyrae saugen aus lebenden Conferven- und Volvocinenzellen, deren Wand sie durchbohren, das Protoplasma und Chlorophyll aus, und zwar haben sie entweder die Wahl zwischen verschiedenen oder sind (z. B. V. Spirogyrae) auf einzelne bestimmte Gattungen angewiesen.

Es liegt auf der Hand, dass diese Erscheinungen (welche vielleicht geeignet sind, auch über die Bedeutung der festen Ingesta bei den Myxomyceten Aufschluss geben zu helfen) an die Nahrungsaufnahme niederer Thiere aufs bestimmteste erinnern, und ein ausführliches Eingehen auf dieselben dürfte schon aus diesem Grunde die Grenzen dieser Arbeit überschreiten.

Litteratur.

E. Fries, Systema mycologicum III (1829).

A. de Bary, Die Mycetozoen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. X (1859). 2. Auflage. Leipzig, 1864. Für viele Einzelheiten und ausführliche Litteraturangaben sei auf diese 2. Auflage verwiesen und auf die folgenden Schriften:

L. Cienkowski, Zur Entwickelungsgeschichte der Myxomyceten; und Das Plasmodium. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. III, 325 und 400. Beiträge zur Kenntniss der Monaden. M. Schultze's Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. I, p. 203, Taf. XII—XIV.

Erklärung der Tafel.

Figur 1 bis 3. Physarum albipes Fr.

Fig. 1. Gestieltes Sporangium, von aussen betrachtet. Vergr. 25.

Fig. 2. Ein solches halbirt, von der Schnittfläche aus gesehen, Columella und Capillitium durch Entfernung der Sporen freigelegt. Vergr. 30.

Fig. 3. Verg. 390. Ein Stück Sporangiumwand nebst einem ihm angewachsenen Stück Capillitium in Wasser ausgebreitet. *a* Anheftungsstellen der Capillitiumröhren. *b* Kalkblasen. *c* Eine von einer Membran umgebene Kalkanhäufung. *sp* Sporen.

Figur 4 und 5. Physarum plumbeum Fr. (Schwach vergr.)

Fig. 4. Plasmodium, am Rande mit dicken Anschwellungen, den ersten Anfängen der Sporangien.

Fig. 5. Gruppe junger Sporangien, während der Formung, noch durch fadenförmige Reste des Plasmodiums verbunden.

Figur 6. Didymium leucopus Fr. (Vergr. 25 bis 30.)

Sporangium, dessen Wand nicht ganz zur Hälfte weggenommen und dessen Sporen entleert sind; im Innern Columella und Capillitium, aussen auf der Wand Kalkdrusen.

Figur 7. Didymium farinaceum Fr. (Vergr. 390.)

Stück Sporangiumwand mit Capillitium und Kalkdrusen. Ersteres innen, letztere aussen der Wand ansitzend, der Einfachheit halber in eine Figur zusammengezeichnet. *a* Einzelne Capillitiumfaser. *sp* Sporen.

Figur 8 bis 27. Didymium Libertianum.

Die Figuren 16, 18 bis 21 sind nach Cienkowski's Abbildungen copirt, 350mal vergrössert; alle übrigen nach 390facher Vergrösserung, zum Theil ein wenig zu gross gezeichnet.

Fig. 8. Sporen mit fast farbloser Membran; *a* von gewöhnlicher Structur und Grösse; im Innern der Kern nebst einem ihm sehr ähnlichen, von einem hellen Hofe umgebenen glänzenden »Körnchen«. Die anderen klein und zu 2, 3 und 4 in einer Blase liegend, was öfters bei Exemplaren, die in der Ausbildung gestört waren, nicht aber bei völlig normal entwickelten beobachtet wurde.

Fig. 9. Violetthäutige Sporen, mit einem dunkeln runden »Schleimklumpen«. Bei zweien derselben ist die Membran zum Behufe der Schwärmerbildung aufgerissen.

Fig. 10. Spore von derselben Aussaat wie Fig. 9. *a* Zwei Schwärmer durch Theilung des Protoplasmas gebildet; *b* Ausschlüpfen derselben. Der Schleimklumpen wurde bei der Theilung ausgeschieden und bleibt in der Membran zurück.

Fig. 11. Schwärmer, aus Sporen wie Fig. 9 entwickelt; zwei mit, einer ohne Schleimkugel im Innern. *a* Schwärmer mit dem eine Schleimkugel enthaltenden Hinterende in die verengte Oeffnung der Membran eingeklemmt. Das eingeklemmte Stück reisst später los.

Fig. 12 bis 14. Keimung der in Fig. 8 dargestellten fast farblosen Sporen.

Fig. 12. Durch Theilung des Protoplasmas zwei Schwärmer innerhalb der Sporenmembran gebildet. Das glänzende Körnchen ausgeschieden.

Fig. 13. *a* Spore mit zwei Schwärmern im Beginne des Ausschlüpfens; *b* dieselbe nach vollendetem Ausschlüpfen. Das Körnchen bleibt in der Membran zurück.

Fig. 14. Ausschlüpfen eines Schwärmers und Theilung desselben. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *a*—*n*. Die Sporen waren um 7 Uhr Vorm. ausgesäet worden. *a* Um 10 Uhr 45 M. zuerst beobachtet, bleibt bis 11 Uhr 53 M. unverändert, mit Ausnahme der Pulsation der Vacuolen. *b*, *c* um 11 Uhr 53 M., *d* um 12 Uhr, *h* um 12 Uhr 15 M. der Schwärmer hat dauernde Kugelform angenommen, Kern und Vacuolen sind noch deutlich; *i* um 12 Uhr 30 M.: Kern und Vacuolen plötzlich verschwunden. *k* Beginn der Theilung um 12 Uhr 40 M. Kerne sind nicht sichtbar bis nach vollendeter Theilung; in *n* (um 12 Uhr 50 M.) erscheinen sie plötzlich. Die beiden Theilungsproducte nahmen später die Form gewöhnlicher Schwärmer an.

Fig. 15. Cilienloser Schwärmer, aus einer monströs grossen Spore, wie sie öfters zwischen den anderen vorkommen, ausgeschlüpft, mit zwei Kernen.

Fig. 16. Schwärmer, welche nach mehrtägiger Cultur die Cilie verloren haben. Kern und contractile Vacuole noch deutlich.

Fig. 17. Zwei solche cilienlose Schwärmer, sich an einander legend.

Fig. 18. *a* Zwei ebensolche; *b* dieselben zu einem jungen kernlosen Plasmodium verschmolzen.

Fig. 19. *a* Gruppe von drei cilienlosen Schwärmern; *b* zwei derselben sind zu einem Körper (Plasmodium) verschmolzen.

Fig. 20. Kleines junges Plasmodium.

Fig. 21 bis 22. Zwei grössere Exemplare, die feste Ingesta in sich aufgenommen haben.

Fig. 23. Zweigende eines erwachsenen, auf dem Objectträger ausgebreiteten Plasmodiums.

Fig. 24. Zwei Zellen aus einem mehrere Monate trocken aufbewahrten Sclerotium, nach mehrtägigem Liegen in Wasser.

Fig. 25. Schwärmer im Ruhezustande, nach mehrwöchentlicher Austrocknung frisch in Wasser gebracht. Das Protoplasma von einer scharf hervortretenden Randschicht umgeben, ohne Membran.

Fig. 26. Ruhender, mehrere Wochen lang trocken aufbewahrter Schwärmer, nach ungefähr 24stündiger Einwirkung von Wasser. In *a* die Randschicht noch unverändert, dicht unter derselben vier pulsirende Vacuolen, welche abwechselnd verschwinden und wiederkommen; in der Figur sind drei sichtbar. *b*—*e* Rückkehr in den beweglichen Zustand, Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. Das Austreiben des ersten Pseudopodiums erfolgte $^3/_4$ Stunden nach Beginn der Beobachtung; die Form *e* war $^1/_4$ Stunde später vorhanden; darauf sehr rasch Uebergang in die Form der gewöhnlichen cilientragenden Schwärmer.

Fig. 27. Anderes Exemplar, aus derselben Cultur wie das in Fig. 26 dargestellte, dicht neben diesem gelegen. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *a*—*d*; in *a* zwei abwechselnd pulsirende Vacuolen. *a* kam 11 Uhr zur Beobachtung, *d* war um 12 $^1/_2$ Uhr fertig.

Figur 28. (Vergr. 390.)

Fragment eines dünnen Querschnittes durch das rothgelbe Sclerotium eines Physarum. Die Zellen mit je einer grossen Vacuole und deutlichen Membranen; viele der letzteren durch den Schnitt entleert. Die Membranen sind etwas zu dick gezeichnet und aus Versehen dunkel schattirt.

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

DRITTER BAND.

ANATOMIE DER VEGETATIONSORGANE DER GEFÄSSPFLANZEN

VON

A. DE BARY.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1877.

VERGLEICHENDE ANATOMIE

DER

VEGETATIONSORGANE

DER

PHANEROGAMEN UND FARNE.

VON

DR. A. DE BARY,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

MIT 241 HOLZSCHNITTEN UND EINEM NAMENREGISTER.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1877.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

An die Leser.

Mit dem vorliegenden Bande soll das seit 1865 von dem verewigten Hofmeister herausgegebene Handbuch der physiologischen Botanik abgeschlossen sein. Wie das Vorwort zum I. Bande mittheilt, wurde der Plan des Buches im Jahre 1861 festgestellt und die nach dem damaligen Stande der Wissenschaft zu bearbeitenden Hauptabschnitte auf vier Bände und unter sechs Mitarbeiter vertheilt. Die Verabredungen waren derart getroffen, dass das Erscheinen der Bände in rascher Folge erwartet werden konnte. Die Sache kam aber anders. Von den Mitarbeitern traten zunächst zwei zurück, so dass, nachdem zuerst der IV., dann des II. Bandes erste Abtheilung erschienen war, im Jahre 1866 das Programm in der Vorrede des I. Bandes sämmtliche Bände an vier, die noch restirenden an drei Mitarbeiter vertheilt. Auch von diesen ist dann noch einer zurückgetreten. Nichtsdestoweniger wurde das Unternehmen nicht aufgegeben, die Bearbeitung der noch fehlenden Theile vielmehr von Hofmeister und dem Verfasser des vorliegenden Bandes übernommen.

Zu Anfang des verflossenen Jahres wurde Hofmeister von schwerer Krankheit betroffen. Er erlag derselben am 12. Januar d. J. Nach seinem Tode trat an die überlebenden Mitarbeiter die Frage nach dem Schicksal des Handbuchs heran. In dem Nachlass des Verstorbenen fanden sich zwar Vorarbeiten und Anfänge für die von ihm übernommenen Theile. Dieselben haben jedoch zu sehr den Charakter unvollendeter Entwürfe und Fragmente, als dass die Unterzeichneten einen Augenblick darüber im Zweifel bleiben konnten, dass ihre Publication weder dem Zwecke des Handbuchs noch den Intentionen ihres Verfassers entsprechen würde. Nach diesem Sachverhalt müssten also die rückständigen Theile jetzt von einem anderen Mitarbeiter übernommen werden. Auch wenn sich ein solcher sofort bereit fände, so müsste er seinerseits von vorn anfangen und die Fortsetzung des Handbuchs im besten Falle jahrelange

Verzögerung erfahren. Läge ein dringendes Bedürfniss vor, so würde der Versuch der Fortsetzung dennoch gemacht werden. In den seit Planung des Handbuchs verflossenen 16 Jahren hat sich aber der Stand unserer Wissenschaft geändert. Angesichts der heute vorhandenen Literatur ist eine neue Zusammenfassung der »Morphologie der Gefässkryptogamen« und der »geschlechtlichen Fortpflanzung der Phanerogamen« mindestens entbehrlich, eine separate Bearbeitung der »Algen«, wie sie anfangs projectirt war, kaum mehr möglich. Diese Gründe haben für den Abschluss des Handbuchs entschieden. Dasselbe soll, wie es jetzt vorliegt, folgende Eintheilung haben:

Band I. 1. Abtheilung. Die Lehre von der Pflanzenzelle von W. Hofmeister.

2. Abtheilung. Allgemeine Morphologie der Gewächse von Demselben.

Band II. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten von A. de Bary.

Band III. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen von Demselben.

Band IV. Experimentalphysiologie der Pflanzen von Julius Sachs. —

Strassburg und Würzburg, im Juni 1877.

A. de Bary. J. Sachs.

Vorwort.

Die Bearbeitung des vorliegenden Bandes wurde vom Verfasser im Jahre 1865 begonnen, nachdem ein anderer Mitarbeiter des »Handbuchs«, welcher sie ursprünglich übernommen hatte, zurückgetreten war. Sie war ziemlich weit gediehen, als sie im Jahre 1867 in Folge anderer nothwendiger Beschäftigungen fast zwei Jahre lang ganz liegen bleiben musste, und erfuhr auch nachher durch die wechselnden dienstlichen Verhältnisse des Verfassers öftere und längere Unterbrechungen.

Die Aufgabe der Arbeit war eine Zusammenfassung der vorhandenen Kenntnisse über die »Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen«, wie es im Programm des Handbuchs lautete. Von Anfang an trat dabei die Nothwendigkeit zahlreicher Nachuntersuchungen hervor, denn die vorhandenen Angaben stammten aus sehr verschiedenen Zeiten und von sehr verschiedenen Autoren, und eine Beurtheilung und Sichtung der hiernach nothwendig vorhandenen Differenzen war nur auf Grund von Autopsie möglich. Dies führte zu vielen eigenen Untersuchungen; es ergaben sich neue Resultate und neue Fragen, die Arbeit dehnte sich bald über das ursprünglich beabsichtigte Maass hinaus. Und wenn dann ein Abschnitt glücklich fertig geworden, andere in Bearbeitung waren, kamen neue Publicationen

welche wiederum Aenderungen des Fertigen erheischten. Es stellte sich daher zuletzt die Nothwendigkeit heraus, um überhaupt etwas geben zu können, ein thatsächliches Ende der Danaidenarbeit nachträglichen Flickens und Corrigirens eintreten zu lassen, einen thatsächlichen Abschluss zu machen. Dies geschah vor ungefähr 3 Jahren; seither wurde im Wesentlichen nur die redactionelle Arbeit zu Ende geführt.

In diesem Gange der Arbeit mag zunächst mancherlei Ungleichmässigkeit der Ausführung ihre Erklärung und Entschuldigung finden. Sodann machte die so zu sagen erzwungene Herbeiführung des Abschlusses Einschränkungen nothwendig. In sachlicher Beziehung zuvörderst die Ausschliessung alles Paläontologischen und Pathologischen, unter letzterem Namen die Erscheinungen von Verwundung, Ueberwallung u. s. w. verstanden. Auch die kleinen Abschnitte über Abwurf, Laubfall u. dergl. blieben als minder wesentlich weg. Ferner musste eine Einschränkung eintreten in der Benutzung der neuesten Literatur. Manches in den letzten Jahren Erschienene ist zu meinem Bedauern, aber wissentlich und absichtlich unbenutzt geblieben, ich bitte dafür, unter Berufung auf die angegebenen Gründe, ausdrücklich um Entschuldigung.

Von der älteren Literatur habe ich vielleicht für Manche zu viel, für Andere zu wenig citirt. Aber auch hier stellt sich die Nothwendigkeit heraus, ein bestimmtes Maass zu halten, um überhaupt etwas fertig zu bringen. Ueber Pflanzenanatomie ist so unsäglich viel geschrieben worden. dass in einer Zusammenfassung fast zu jedem Worte ein oder mehrere Autoren citirt werden können. Dies durchzuführen, auch nur in dem Maasse wie es z. B. in dem Abschnitt Epidermis geschehen ist, bringt aber die Darstellung über die Grenzen der Geniessbarkeit hinaus und übersteigt auf die Dauer menschliche Geduld und Kräfte. Ich habe daher auch hier eingeschränkt und will eventuellen Reclamationen gegenüber gern ein für allemal zugeben, dass jedes Wort in diesem Buche schon früher seinen Autor Drucker und Verleger gehabt hat. Auf die fundamentalen Arbeiten hoffe ich überall zur Genüge hingewiesen zu haben; doch sei noch zum Ueberfluss hervorgehoben, dass meine Hauptquellen und Fundamente die Arbeiten

Mohl's, Nägeli's, Sanio's, Th. Hartig's und aus neuester Zeit van Tieghem's sind, auch da, wo etwa versäumt sein sollte, dies ausdrücklich zu sagen. — Die Bekanntschaft mit Sachs' Lehrbuch setze ich voraus; wo dasselbe citirt und nichts anderes angegeben wird, ist immer die 4. Auflage gemeint.

Die alte Literatur ist nur soweit unbedingt nothwendig erwähnt, weil Geschichte der Pflanzenanatomie zu schreiben ausserhalb der gestellten Aufgabe liegt. In Sachs' Geschichte der Botanik, Treviranus' Physiologie, Meyen's Phytotomie und System der Pflanzenphysiologie wird der Leser das hier Fehlende finden.

Plan und Gang der Darstellung sind in der Einleitung näher bezeichnet. Das Buch beschäftigt sich in erster Linie mit dem thatsächlichen fertigen Bau der höhern Gewächse, und behandelt die Entwickelungsgeschichte nur als Hülfsmittel. Es ist hierbei nicht verkannt worden, dass die Darstellung der fertigen Zustände nur auf entwickelungsgeschichtlicher Grundlage geschehen kann, weil ja das, was man fertig nennt, nichts weiter ist als ein vorgeschrittener Abschnitt der gesammten individuellen Entwickelungsbewegung. Es muss daher auch auf frühere Entwickelungsstadien selbstverständlich immer hingewiesen und an solche angeknüpft werden. Es war aber um so mehr die Aufgabe dieser Arbeit, jenes Entwickelungsstadium, welches man fertig nennt, möglichst in den Vordergrund zu stellen, als die derzeit dominirende Vorliebe für die früheren Stadien vielfach dahin geführt haben, dass über das voir venir die Dinge selbst, die da kommen sollen, vernachlässigt werden.

Ich weiss nur zu gut, wie weit das Buch hinter dem Ziele zurückbleibt, welches sein Titel bezeichnet. Der Name Vorarbeiten, Prodromus einer vergleichenden Anatomie, würde der Leistung besser entsprechen. Jener Titel wurde nur der Kürze halber vorgezogen, und in der Erwägung, dass ja jede Arbeit der Vorläufer einer bessern sein soll. —

Die meisten Abbildungen sind vom Verfasser nach der Natur auf Holz gezeichnet; bei den Copien und aus andern Büchern entlehnten die Quelle jedes-

mal angegeben. Meinem verehrten Collegen Sachs bin ich besonders dankbar für die Erlaubniss, die Holzschnitte seines Lehrbuchs zu verwenden, und ich würde von derselben noch ausgedehnteren Gebrauch gemacht haben, wenn nicht eine Anzahl der hier gegebenen Abbildungen schon vor dem Erscheinen der früheren Auflagen des Lehrbuches fertig geschnitten gewesen wäre. Ich darf diesen Ausdruck des Dankes wohl ohne Anmassung nicht nur in des Verfassers, sondern auch in des Lesers Namen darbringen; und, ebenfalls in Beider Namen, den andern, für die Herstellung des Namenregisters hinzufügen, welche Dr. von Rostafinski in Krakau ausgeführt hat.

Schiesslich seien zwei durch meine Schuld eingetretene Versehen in der Paragraphenbezeichnung hier berichtigt: Seite 144 soll §. 32 statt 31 stehen und S. 348, unter Fig. 157: §. 102. —

Strassburg, den 15. Juni 1877.

A. de Bary.

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Anordnung der Gefässbündel

B. Bau des Gefässbündels.

Zweite Abtheilung. Secundäre Veränderungen.

Capitel XIV. Secundäres Dickenwachsthum der normalen Dicotyledonen-Stämme und -Wurzeln.

Einleitung.

Der Körper der Pflanze baut sich auf aus Formtheilen bestimmter gegenseitiger Stellung, Succession, Structur und Wachsthumsrichtung, welche wir mit alleiniger Rücksicht auf diese ihre Betheiligung beim Aufbau als seine Glieder[1]) bezeichnen. Die Untersuchung lehrt uns Glieder verschiedener, bei den Pflanzen complicirteren Aufbaues zahlreicher Ordnungen kennen: Wurzeln und beblätterte Sprosse; Internodien, Blätter, Segmente und Meristemschichten, Zellcomplexe, endlich die einzelne, wiederum in Glieder zerlegbare Zelle.

Jedes Glied jeglicher Ordnung wird in dem Maasse, als es sich ausbildet, bestimmten physiologischen Arbeiten angepasst; es wird zum Werkzeug, zum Organ dieser Arbeit. Der Gliederung entsprechend sind auch Organe verschiedener Ordnung — einfachere und successive zusammengesetztere zu unterscheiden. Indem ein Organ sich bestimmter Leistung anpasst, erhält es bestimmte, von denen anderer Organe verschiedene Eigenschaften der Gestalt und des Baues.

Die Darstellung und Erklärung der gesammten Erscheinungen der Gestaltung und des Baues ist Aufgabe der Morphologie. Nach den beiden hervorgehobenen Gesichtspunkten ist zu unterscheiden die Morphologie der Gliederung und die Morphologie der Organe. Jene hat sich, streng abgegrenzt, mit den Erscheinungen und Gesetzen zu beschäftigen, nach welchen sich der Organismus aus den Gliedern verschiedener Ordnung aufbaut; die Morphologie der Organe mit den Eigenschaften des Baues und der Gestaltung, durch welche die Glieder zu Organen werden, und mit der Unterscheidung der Organe verschiedener Ordnung nach denselben. Die Morphologie der Organe setzt die der Gliederung streng genommen als bekannt voraus, weil die Anlegung eines Gliedes seiner Ausbildung zum Organe vorhergehen muss. Thatsächlich lässt sich allerdings eine strenge Trennung beider Disciplinen kaum durchführen, weil beide mit demselben Material arbeiten und dieses aus dem Gebiete der einen in das der andern ohne scharfe Unterbrechung übergeht.

Der Gegenstand des vorliegenden Buches ist ein nach Zweckmässigkeitsrücksichten abgegrenzter Theil der Morphologie der Organe der Pflanzen. Es soll nach dem Programme des Handbuchs, von welchem es einen Abschnitt bildet, die »Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen« behandeln, beschäftigt sich daher nur mit diesen letzteren, den Phanerogamen und Pteridophyten, d. h. den farnartigen Gewächsen im weitesten

1) S. Sachs, Lehrb. p. 152.

Sinne des Wortes. Es setzt ferner die äussere, ohne anatomische Untersuchung erkennbare Gestaltung der Organe höherer Ordnung, der Laubsprosse, Wurzeln u. s. w., mit denen es sich befasst, als aus anderen Disciplinen bekannt voraus und behandelt lediglich ihren innern Bau; es beschränkt sich endlich auf die Vegetationsorgane. Auf Grund der oben dargelegten Gesichtspunkte, zu welchen noch Rücksichten auf den zugemessenen Raum hinzutreten, hat es die Morphologie der Gliederung — allgemeine Morphologie der Pflanze und allgemeine Zellenlehre nach anderweitigem Sprachgebrauche — ebenfalls als bekannt vorauszusetzen und nur soweit nöthig zu berühren.

Indem die Untersuchung sich erstreckt über drei grosse Hauptabtheilungen des Pflanzenreiches, hat sie die Aufgabe, die Erscheinungen, in welchen die Repräsentanten dieser Abtheilungen übereinstimmen oder verschieden sind, vergleichend darzustellen, also eine vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane zu geben.

Vegetationsorgane nennt man bei den Pflanzen die Gesammtheit derjenigen Organe, welche nicht Fortpflanzungsorgane sind, d. h. nicht der (ungeschlechtlichen oder geschlechtlichen) Keimbildung oder ihrer unmittelbaren Vorbereitung dienen, welche also die gesammten Arbeiten der Erhaltung des physiologischen Individuums übernehmen und sich eventuell in dieselben theilen.

Bei den in Rede stehenden, stets in reicher Abstufung gegliederten Pflanzen finden sich Glieder jeder Art und jeder Ordnung zu Vegetationsorganen ausgebildet. Von den äusserlich vortretenden höchster Ordnung die Wurzeln, die Laubsprosse, ihre Internodien und Blätter; von successive niederen Ordnungen angehörigen bestimmte Zellcomplexe und endlich Einzelzellen oder ihre Umwandlungsproducte. Die Untersuchung lehrt aber, dass die Anpassung an und Theilung in die vegetativen Arbeiten, die Ausbildung also zu Organen bestimmter Leistung und diese anzeigender Structur, bei weitem am reichsten und schärfsten durchgeführt ist für die Glieder niederer Ordnungen, Zellen und Zellcomplexe, resp. deren Umwandlungsproducte. Diese sind es, welche sich zunächst in die vegetativen Arbeiten theilen und nach denselben charakteristische Gestalt und besonders Structur erhalten. Ein aus ihnen aufgebautes Glied höherer Ordnung ist nur in soweit Vegetationsorgan höherer Ordnung, als es aus ihnen besteht. Der für ein solches Organ charakteristische Bau wird bestimmt durch den Bau und die Vertheilung der Organe niederer Ordnung, welche es zusammensetzen. Der in Rede stehende vegetative Bau ist nicht allgemein an bestimmte Glieder höherer Ordnung gebunden. Gleichnamige Glieder werden allerdings sehr oft zu gleichnamigen Organen; die Functionen des Laubes, Kohlenstoffassimilation, Transpiration u. s. w., sind z. B. meistens Blättern übertragen, die meisten Wurzeln sind einander in beiderlei Beziehung gleich. Andrerseits ist aber auch der umgekehrte Fall nicht selten, ungleichnamige Glieder gleichnamige Organe. An den Laubfunctionen nehmen ausser den Blättern bei vielen Pflanzen auch die zu jenen gehörigen Internodien Theil; bei andern, mit »blattartigen« Stengeln geht die Function und der entsprechende Bau den Blättern verloren und an die Internodien über. Trapa natans hat einen Theil des Laubblattstiels zum Schwimmapparat ausgebildet; dieselbe Function und entsprechenden Bau übernehmen bei schwimmenden Desmanthus-Arten die Stengelinternodien, bei Jussiaea-Arten bestimmte Wurzeln.

Auf Grund dieser Erfahrungen hat die Darstellung des Baues der Vegetationsorgane von der Betrachtung jener einfacheren, zunächst der Zellen auszugehen. Indem sich an die Untersuchung der einzelnen die ihrer Verbindung mit andern und ihrer Anordnung zu Complexen verschiedenen Grades nothwendig anschliesst, ergibt sich successive der Bau der aus diesen Complexen zusammengesetzten Organe.

Die als bestimmte Vegetationsorgane charakterisirten Zellen oder Umwandlungsproducte solcher kommen bei den in Rede stehenden Pflanzen selten einzeln zwischen ungleichartigen, vorwiegend zu grössern Gruppen oder Complexen gleichartiger verbunden vor. Man nennt einen gemeinsam wachsenden Zellverband im Allgemeinen Gewebe (tela, contextus; ἱστίον in der Wortzusammensetzung[1]). Jedes durch bestimmte Eigenschaften charakterisirte und vor andern ausgezeichnete Gewebe wird als eine Gewebeform oder wohl besser Gewebeart bezeichnet. Für die einzelne einem Gewebe angehörige Zelle oder jeden von einer solchen abstammenden Formbestandtheil sei der Ausdruck Gewebeelement hier beibehalten. Gewebeelemente, welche einzeln zwischen ungleichartigen (idioblastisch nach Sachs' Terminologie) vorkommen, stimmen in ihren Eigenschaften meist mit andern, in gleichartigem Verbande befindlichen überein, sie sind alsdann mit letztern der gleichen Gewebeart zuzurechnen. Dem entsprechend werden endlich solche Gewebeelemente, welche nur als Idioblasten auftreten, wie z. B. manche Milchröhren, mit einander eine besondere Gewebeart bilden. Als eine Gewebeart ist hiernach zusammenzufassen die Gesammtheit aller durch bestimmte gleichartige Eigenschaften übereinstimmender Gewebeelemente, sowohl idioblastischer als mit gleichartigen verbundener.

Aus Vorstehendem ergibt sich der in diesem Buche befolgte Gang der Darstellung. Dasselbe beschäftigt sich zunächst mit der Charakterisirung und Unterscheidung der als Vegetationsorgane fungirenden Gewebearten, sodann mit ihrer Gruppirung und Anordnung in und zu den Gliedern resp. Organen höherer Ordnung. Bei diesem Gange der Darstellung tritt allerdings eine Schwierigkeit ein und diese kann nur durch Feststellung einer einigermassen willkürlichen Grenzlinie überwunden werden. Die als vegetative Organe fungirenden Gewebe setzen sich vielfach bei den in Rede stehenden Pflanzen auch in solche höhere Glieder fort, welche ihrer wesentlichsten Anpassung nach Fortpflanzungsorgane sind. Das als Prothallium fungirende Glied vieler Farne ist grösstentheils aus chlorophyllhaltigem Parenchym, ähnlich dem der Laubblätter aufgebaut. Dieselbe Gewebeart, nebst Gefässen, Gefässbündeln u. s. w. nimmt Theil an dem Aufbau der Blüthentheile vieler Phanerogamen u. s. f. Manche Eigenthümlichkeiten der vegetativen Gewebe treten an diesen Orten auf, weit weniger allerdings in den Eigenschaften der einzelnen Gewebeelemente als in der Anordnung derselben. Da diese Eigenthümlichkeiten zunächst mit der generativen Anpassung in Beziehung stehen, so wird ihre Betrachtung auch im Zusammenhange mit dieser am Platze und hier auszuschliessen sein. Bei scharf abgegrenzten Gliederungsabschnitten ergibt sich die thatsächlich zu ziehende Grenze von selbst; die Betrachtung der Farnprothallien z. B. wird hier Nie-

1) Vgl. Unger, Anatomie, p. 138. Sachs, Lehrb. p. 70.

mand erwarten. Bei den Phanerogamen dagegen findet vielfach ein allmählicher Uebergang zwischen rein vegetativen und Fortpflanzungsorganen statt. Um hier der Nothwendigkeit einer bestimmten Abgrenzung der zu behandelnden Gegenstände zu genügen, ist Alles, was zur Blüthe und zu eigenartigen Inflorescenzen und Inflorescenztheilen gerechnet wird, von der Betrachtung ausgeschlossen.

Wie schon angedeutet wurde, ist die Sonderung der Gewebearten eine mit der Fertigbildung eines Pflanzentheils eintretende Erscheinung. Ursprünglich sind die Zellen eines Theils zwar nach Gestalt und Theilungsrichtungen in bestimmten Beziehungen verschieden, übereinstimmend dagegen in ihrem Bau und darin, dass sie bei mässiger Volumenzunahme successive Theilungen eingehen, deren Endproducte sich zu den Gewebeelementen ausbilden. Nach diesen Theilungserscheinungen werden solche Zellcomplexe Meristem genannt, insofern sie die erste Anlage eines Gliedes bilden, ursprüngliches, Ur-Meristem[1]). Die Zellen des Meristems sind ihrem Bau nach ausgezeichnet durch zarte, homogene (nur in bestimmten Ausnahmefällen mit flacher Tüpfelung verdickte) Membran und homogen-feinkörnigen Protoplasmakörper mit Zellkern, ohne weitere erkennbare Formbestandtheile. Sie stehen in Folge der andauernden Theilungen mit einander überall in lückenlosem Verbande.

Die Theilungen gehen in jedem Meristemabschnitte durch eine bestimmte Zahl von Ordnungen fort, um dann allmählich zu erlöschen, und in dem Maasse, als letzteres geschieht, nehmen die als Glieder des Meristems angelegten Zellen die Eigenschaften an, nach welchen die ferneren Gewebearten unterschieden werden: erhebliche Volumenvermehrung, Structur- und Gestaltveränderungen, welche letztere theilweise Lösung des ursprünglich lückenlosen Verbandes, Entstehung vom Intercellularräumen zur Folge haben können.

Die aus dem Meristem hervorgehenden Gewebeelemente erhalten in Form, Structur u. s. w. einen im Vergleich zu jenen hohen Grad von Beständigkeit. Man hat sie hiernach als Dauergewebe, Standgewebe, fertige Gewebe bezeichnet. Fasst man den Begriff von Gewebe in dem oben angegebenen allgemeinen Sinne, so fällt natürlich auch das Meristem unter denselben; man unterscheidet also das Meristem, Neubildungsgewebe einer- und die Standgewebe andererseits als zwei Hauptkategorien der Gewebe. Der Kürze des Ausdruckes halber wird aber auch die Bezeichnung Gewebe für die Standgewebe schlechthin und im Gegensatz zum Meristem gebraucht. In diesem Sinne und mit Bezugnahme auf die vorstehende Erläuterung soll in Folgendem von den vegetativen, als Vegetationsorgane dienenden Geweben die Rede sein.

Die vergleichende Untersuchung zeigt, dass die Zellen des Meristems in den allgemeinen Eigenschaften ihres Baues überall in hohem Grade übereinstimmen, und dasselbe gilt von den Haupterscheinungen des Vegetationsprocesses bei den uns beschäftigenden Pflanzen. Dieser Uebereinstimmung ihres Ursprungs und ihrer functionellen Anpassung entsprechend finden sich auch

1) Nägeli, Beiträge, I, p. 2. — Schleiden (Grundz. 3. Aufl. I, 258) und Karsten (Veg. Org. d. Palmen) begreifen dieselben unter dem vieldeutigen Namen Cambium, Unger (Anat. u. Physiol. 180) nennt sie Bildungszellen, Schacht (Pflanzenzelle, p. 165) Urparenchym.

die Gewebearten in dem ganzen uns beschäftigenden Gebiete ihren Haupteigenschaften nach übereinstimmend, unbeschadet zahlreicher Modificationen nach den Specialfällen, und kehren überall die nämlichen, wenig zahlreichen Gewebearten wieder.

Die Gewebeelemente jeder Art gehen aus den Zellen des Meristems hervor, jedes hat ursprünglich die Eigenschaften einer Zelle. Mit der definitiven Ausbildung tritt nun zunächst der Hauptunterschied ein, dass die einen zeitlebens den Bau und alle charakteristischen Eigenschaften typischer Zellen behalten, die anderen die Zellqualitäten verlieren. Erstere gliedern sich also in ringsum geschlossene Zellmembran, thätiges Protoplasma mit Zellkern und Zellinhalt, sie behalten die Fähigkeit selbständigen Wachsthums und bleiben theilungsfähig; in Folge letzterer Eigenschaft kann aus ihnen selbst wiederum Meristem werden, welches im Gegensatze zu dem ursprünglichen als secundäres oder Folgemeristem (Nägeli l. c.) unterschieden wird. Die anderen verlieren mit ihrer Ausbildung die Fähigkeit der Zelltheilung und des selbständigen Wachsthums; in der Regel hören sie überhaupt zu wachsen auf, in manchen Fällen findet ein andauerndes wirkliches Wachsen solcher Elemente in Folge ihrer Ernährung durch benachbarte Zellen statt. In ihrem Bau wird das Aufgeben der Zellqualität angezeigt dadurch, dass der Protoplasmakörper entweder gänzlich verschwindet und durch andere Körper, meist Luft oder Flüssigkeiten, ersetzt wird, oder dass er nach den Einzelfällen verschiedene charakteristische Veränderungen erfährt. Letzteres ist mit specieller Rücksicht auf die Siebröhren gesagt, von deren Inhalt zweifelhaft bleibt, ob er Protoplasma ist oder nicht. Die Zellmembranen der in Rede stehenden Elemente bleiben ganz oder grossentheils erhalten.

Nach den angegebenen Verschiedenheiten, welche in den nachfolgenden Einzelbetrachtungen weiter auszuführen sein werden, sondern sich die Gewebe also in solche, welche aus Zellen (Cellulae) dauernd bestehen, und solche, deren Elemente Abkömmlinge, Derivate, Producte der Umwandlung, Metamorphose von Zellen sind. Je nach ihrer Gestalt und ihren sonstigen Eigenschaften werden solche als Röhren (Tubi, Tubuli), Schläuche (Utriculi), Fasern (Fibrae) bezeichnet und von den Zellen unterschieden werden.

Die meisten Gewebelemente jeder Art werden durch Umwandlung von Meristemzellen direct und rasch gebildet. Ausnahmen hiervon treten nur insofern ein, als in bestimmten Fällen Zellen, nachdem sie längere Zeit — selbst Jahre lang — als solche fungirt haben, nachträglich in eine andere Gewebeform übergehen können. Es findet dies statt bei der in Cap. II und XV. zu besprechenden nachträglichen Sklerenchymbildung.

Von dieser nachträglichen Gewebemetamorphose ist zu unterscheiden das Absterben und die mit demselben eventuell verbundenen Veränderungen, welche in bestimmten anderen Fällen in den Geweben eintreten, wie das Absterben älterer Haare, Korkzellen, Zellen des Markes vieler Pflanzen, der Elemente der Borke und des alten Holzes der Dicotylen u. s. w.; Erscheinungen, welche an der eintretenden Zerstörung, Verwitterung u. s. w. von denen der Gewebemetamorphose meistens leicht unterschieden werden können.

Nach den vorausgeschickten Erwägungen hat die Unterscheidung der als Vegetationsorgane fungirenden Gewebearten und die Eintheilung ihrer Betrach-

tung sich in erster Linie zu gründen auf ihren Bau, d. h. den Bau der einzelnen Gewebeelemente und die Verbindung dieser mit einander — sowohl mit gleichnamigen als mit ungleichnamigen. Dass bestimmte Eigenthümlichkeiten und Verschiedenheiten des Baues jeweils mit bestimmten Entwicklungserscheinungen im Zusammenhang stehen, ist bei organisirten Körpern selbstverständlich. Nicht minder, dass Verschiedenheiten des Baues der Regel nach auch mit bestimmten Verschiedenheiten der Form der einzelnen Gewebeelemente in Correlation stehen. Die Erfahrung lehrt aber, dass zwischen Form und Bau eine constante Beziehung nicht, wenigstens nicht überall besteht und dass, im Gegensatz zu älteren, in erster Linie die Form der Elemente berücksichtigenden Eintheilungen, diese bei der Unterscheidung von untergeordneter Bedeutung ist.

Nach den dargelegten Grundsätzen sind derzeit folgende Hauptarten vegetativer Gewebe zu unterscheiden.

I. Zellengewebe, d. h. die aus bleibenden typischen Zellen bestehenden; mit den Haupt-Unterarten: Epidermis, Kork, Parenchym. II. Sklerenchym. III. Secretbehälter. IV. Tracheen. V. Siebröhren. VI. Milchröhren. Der Betrachtung der Gewebe schliesst sich zweckmässiger, wenn auch nicht nothwendiger Weise, eine gesonderte Besprechung der Intercellularräume an.

An die Betrachtung der einzelnen Gewebe-Arten und -Unterarten für sich knüpft sich allenthalben die ihrer Anordnung zu Verbänden verschiedener Ordnung — zu den Vegetationsorganen successive höherer Ordnungen an, deran dass beiderlei Betrachtungsweisen nirgends ganz vollständig von einander getrennt werden können.

Ihrer Gestalt nach sind Verbände jeglicher Ordnung zu unterscheiden in Schichten, Stränge, Massen (Gruppen, Nester) — Ausdrücke, deren Sinn sich aus der allgemeinen Wortbedeutung ergibt und für welche eine schärfere Definition hier weder nothwendig noch möglich ist. Insofern eine (einfache oder mehrfache) Schicht ungleichnamige Gewebe umgibt, wird sie in Beziehung zu diesen als Scheide bezeichnet. Gewebecomplexe irgend welcher Art und Ordnung können mit einander auf weite Strecken oder durch den ganzen Pflanzenkörper in ununterbrochenem Zusammenhange stehen. Insofern dieses der Fall ist, sagt man, sie bilden mit einander ein System. Ein System irgend welcher Ordnung kann sich sowohl aus Systemen niederer Ordnungen aufbauen, als auch mit anderen zu Systemen höherer Ordnung zusammentreten. Das System der Gefässbündel z. B. setzt sich bei den meisten Pflanzen zusammen aus dem der Siebröhren und dem der Tracheen; jedes der beiden letztern ist ein System für sich, beide treten in der Regel zu dem genannten System höherer Ordnung zusammen, zu welchem häufig noch das System der Sklerenchymfasern als dritter Bestandtheil des Gesammtsystems hinzukommt.

Je nach dem Gesichtspunkte, von welchem man jedesmal ausgeht, kann man hiernach Systeme in verschiedenstem Sinne unterscheiden, wie sich in den späteren Kapiteln ergeben wird, z. B. in dem Stamme der Dicotyledonen mit jedesmal gleicher Berechtigung ein Gefässbündel- und ein Hautsystem oder ein Holz- und Rindensystem, welch letzteres, alsdann Hautsystem, einen Theil des Gefässbündelsystems und noch anderes umfasst.

Sachs (Lehrb. p. 79 ff.) geht bei der Darstellung der Anatomie der höhern Pflanzen aus von der Unterscheidung von 3 Gewebesystemen, welche er als Haut-, Strang- und Grundgewebe bezeichnet. Unter dem ersten Namen begreift er die Gewebearten, durch welche Pflanzen mit körperlich geordneten Zellverbänden ihre Aussenseite abschliessen; im wesentlichen Epidermis und Periderma (vgl. § 2, 28 und Cap. XV.). Sein Stranggewebe entspricht im wesentlichen dem vorstehend genannten Gefässbündelsystem (Cap. VIII.). Der Name Grundgewebe bezeichnet, was nach Ausscheidung der beiden andern übrig bleibt. So sehr diese Unterscheidung auch geeignet sein mag, den Anfänger zu orientiren, so entspricht sie, wie ich glaube, doch nicht ihrem Zweck, einer gleichmässigen Darstellung der verschiedenen Differenzirungen der Pflanzengewebe als Basis zu dienen. Denn die Namen Haut- und Stranggewebe bezeichnen bei den Gefässpflanzen Gewebesysteme, welche durch bestimmte Gewebearten positiv charakterisirt sind; der Name Grundgewebe aber nur den Rest, dieser kann aber ebenfalls aus verschiedenen positiv charakterisirten Gewebearten und Gewebesystemen bestehen, welche dem Haut- und Strangsystem aequivalent sind. Wenn es sich daher darum handelt, bei Darstellung des Strang- und Hautsystems für das ausser diesen Vorhandene einen kurzen Collectivnamen zu gebrauchen, so ist Grundgewebe oder Grundmasse oder Zwischenmasse hierfür sehr geeignet, ebenso wie in Nägeli's Darstellung der Gefässbündel oder der Fibrovasalmassen seine Unterscheidung dieser von den Nichtfibrovasalmassen (»Proten«) oder wie Schwendener's Collectivname für die Theile der Gefässbündel, welche ihn bei seiner Darstellung der mechanischen Einrichtungen an diesen nicht interessiren. Und bei Besprechung einer Art oder eines Systems irgend welcher Ordnung wird ein derartiges Verfahren immer anzuwenden sein. Als Grundlage für die gleichmässige Darstellung des uns hier beschäftigenden Gegenstandes und die zu wählenden Bezeichnungen hat dagegen, wie ich glaube, zunächst die Unterscheidung der Gewebearten zu dienen und sich erst hieran die Untersuchung zu knüpfen, in wieweit diese sich an der Bildung von Verbänden und Systemen höherer Ordnung betheiligen.

Wenn nun auch einerseits der in Vorstehendem motivirte Gang der Darstellung auf alle Fälle eine bestimmte Berechtigung hat und aus nicht zu wiederholenden Gründen hier durchgeführt werden soll; wenn ferner die Unterscheidung der einzelnen Gewebearten unter allen Umständen zunächst ohne weitere Rücksicht als die auf den Bau der Elemente geschehen muss, so fragt es sich doch auf der andern Seite, ob nicht die Unterscheidung bestimmter Systeme naturgemässer nach anderen als den dargelegten rein histiologischen Principien geschähe, nämlich nach solchen, welche aus der Gliederungsmorphologie (Entwicklungsgeschichte) hergeleitet sind. Die Untersuchung hat gelehrt, dass das ursprüngliche Meristem von der ersten (embryonalen) Anlegung ab eine scharfe Gliederung in differente — immer aber meristematische — Schichten oder Abschnitte erhält, und dass bei den uns hier beschäftigenden Pflanzen in manchen Fällen bestimmte, scharf begrenzte Gewebecomplexe (ich nenne einstweilen den axilen Gefässstrang vieler Wurzeln) aus bestimmten dieser Schichten ihren Ursprung nehmen, andere aus andern, wie die verschiedenen Gewebesysteme des Thierkörpers aus den verschiedenen embryonalen Keimblättern. Es kann daher die Frage entstehen, ob nicht — neben und ausser der Unterscheidung der Gewebearten nach definitivem Bau — die Darstellung der Gewebesysteme und des Aufbaus der Glieder höchster Ordnung aus ihnen auf jene Meristemgliederung zurückzugehen und sie zum Grunde zu legen habe. Die Entscheidung hierüber wird von der Beantwortung der andern Frage abhängen, ob für jedes oder für einzelne Gewebe und Gewebesysteme der Ursprung aus einem und demselben bestimmten Gliederungstheile des primären Meristems allgemein nachgewiesen werden kann oder nicht. Denn sobald letzteres der Fall ist, sobald also Theile des gleichen Gewebesystems aus ungleichen Meristemgliedern ihren Ursprung

nehmen, muss der fragliche Gang der Darstellung als undurchführbar unterbleiben.

Um über diese Fragen Klarheit zu gewinnen, ist ein Ueberblick der ursprünglichen Meristemgliederungen nothwendig; und wenn solcher auch ausserhalb der streng umgrenzten Aufgaben dieses Buches liegt, so möge er doch um so mehr hier eingeschaltet werden, als die folgenden Capitel, wiederholt auf jene Gliederungen Rücksicht nehmen müssen.

I. Wie Hanstein[1]) gezeigt hat, sondert sich die noch wenigzellige, rein meristematische Embryoanlage der angiospermen Phanerogamen in drei durch Anordnung und Theilungsrichtungen verschiedene Zellschichten — resp. Gruppen, welche von ihrem Entdecker als Dermatogen, Periblem und Plerom bezeichnet werden.[2]) An dem Wurzelende kommt hiezu noch eine vierte, in ihrer embryonalen Anlegung noch näher zu untersuchende, welche Janczewski[3] die calyptrogene Schicht nennt, und auf welche weiter unten zurückzukommen sein wird. Die dermatogene Schicht sondert sich durch einmalige tangentiale Theilung der wenigen Zellen, welche die ursprüngliche Embryoanlage bilden, als einfache, oberflächliche Zellenlage ab. Sie verbleibt eine einfache Zellschicht, indem in ihr alle successiven Meristemtheilungen nur durch senkrecht zur Oberfläche gestellte Scheidewände stattfinden. Nur an der künftigen Wurzelspitze treten andere, hier nicht näher zu erörternde Erscheinungen auf. Weitere Theilungen der von dem Dermatogen umschlossenen Zellen sondern dann einen axilen Längsstrang, das Plerom, dessen Zellen vorwiegend longitudinale Theilungen und entsprechende Anordnung zeigen, von dem Periblem, d. h. der zwischen Plerom und Dermatogen gelegenen, von ersterem durch häufigere und unregelmässigere Quertheilungen unterschiedenen Zone.

Diese Gliederung des Meristems verbleibt den Vegetationspunkten des ersten Stengels und der Hauptwurzel, welche an dem wachsenden Embryo hervortreten, sie tritt ferner an allen Vegetationspunkten seitlicher Stengel- und Wurzelauszweigungen auf, je nach dem einzelnen Falle allerdings mit sehr ungleicher Schärfe, und bei den Wurzeln durch die Anwesenheit der Calyptrogenschicht complicirt. In den Stengeln findet sie sich genau dem beschriebenen Schema entsprechend an den Vegetationspunkten mancher dünnstengeligen Wasserpflanzen, wie Elodea, Hippuris u. a., bei welchen Sanio[4]) die später von Hanstein weiter verfolgten, in Rede stehenden Erscheinungen zuerst gefunden hat. Der abgerundet conische Scheitel des Vegetationspunktes von Hippuris (Fig. 1) wird von einer einfachen Dermatogenschicht (e) überzogen. Dann folgen nach innen meist fünf regelmässig concentrische Lagen isodiametrischer Zellen, welche das Periblem darstellen, und dieses umschliesst den oben stumpf conisch verjüngten, oft nur in eine einzige Zelle endigenden, nach unten verbreiterten

---

1) Hanstein, Botan. Abhandl. I. Bezüglich der Einzelheiten der embryonalen Anlegung und die erheblichen Differenzen derselben bei den untersuchten Di- und Monocotyledonen ist hier auf diese Abhandlung und auf Sachs' Lehrb. p. 565 bis 569 zu verweisen. Ferner Fleischer, in Flora 1874, 369 ff. Hegelmaier, Bot. Zeitg. 1874, 631 ff.

2) Hanstein, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Bonn 1868.

3) Ann. sc. nat. 5. Sér., Tom. XX.

4) Bot. Zeitg. 1864, 223.

Pleromstrang ($p-p$). In den meisten andern Fällen ist die Zahl der Periblemlagen geringer, nur 2—3.

Bei dem akropetalen Längswachsthum des Stengelendes sind die drei Meristemzonen, gesondert bleibend, gleichmässig betheiligt. Jede wird stets erneuert durch die Theilungen in der Zellgruppe (oder Zelle), welche ihre Scheitelregion bildet, während mit der Entfernung vom Scheitel der Uebergang aus dem Meristem in den definitiven Gewebezustand stattfindet. Jede setzt sich nach abwärts in bestimmte, nachher zu erwähnende Gewebe oder Gewebesysteme fort. Jene die Schicht erneuernde, die weiteren Zelltheilungen in derselben daher immer einleitende Scheitelgruppe oder, wie im Plerom von Hippuris, Einzelzelle wird die **initiale** (**Initialzelle**, **Initialgruppe**) der Schicht genannt.

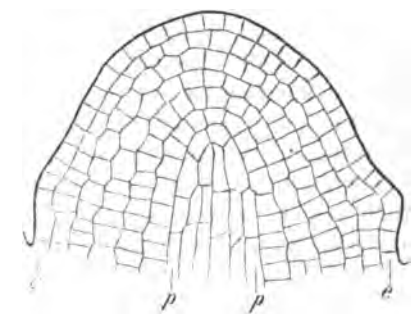


Fig. 1.

Bei allen angiospermen Pflanzen ist die dermatogene Schicht mit der gleichen Schärfe von den darunter liegenden unterschieden und durch ihre nur senkrecht zur Oberfläche gestellten — im übrigen allseitswendigen — Theilungswände ausgezeichnet. Nicht in allen Fällen tritt dagegen die Sonderung von Plerom und Periblem mit der gleichen Schärfe hervor, wie in den vorangestellten. Zumal bei breiten, flacheren Stammscheiteln muss es oft unentschieden bleiben, ob nicht beide aus einer gemeinsamen Initialgruppe ihren Ursprung nehmen und erst in einiger Entfernung vom Scheitel, beim allmählichen Uebergang in bestimmte Gewebesysteme deutlicher gesondert werden.

Die Anlegung der normalen seitlichen Auszweigungen des Stammendes, der Blätter und Seitensprosse, als Emergenzen der Oberfläche beginnt unter dem Scheitel durch Vorwachsen bestimmter, zuvor durch nichts ausgezeichneter Meristemgruppen, welche die Initialen für die Emergenz sind. Und zwar betheiligen sich bei der Anlegung Elemente der Dermatogenschicht und unter diesem liegende des Periblems, beide in ihrem Wachsthum und ihren Theilungen gleichen Schritt haltend (vgl. Fig. 1), die dem Dermatogen angehörigen Zellen aber in allem weitern Wachsthum nur senkrecht zur Oberfläche getheilt, so dass sich die dermatogene Schicht immer als einfache Zellenlage auch über die Auszweigung fortsetzt. Der Pleromstrang des Muttersprosses ist, soweit die Untersuchungen reichen, bei der Anlage der Auszweigung nicht betheiligt. In den angelegten Seitensprossen tritt erst nach einiger Zeit die Sonderung der von Dermatogen bedeckten Meristemmasse in Periblem und Plerom hervor. Beide nehmen hier also ihren Ursprung aus einer gemeinsamen Initialgruppe, welche von dem Periblem des Muttersprosses abstammt.

In dem Vegetationspunkt der **Angiospermen-Wurzeln** treten vielfach ähnliche Gliederungen des Meristems und zum Theil noch weit schärfer als in

Fig. 1. (225) Hippuris vulgaris. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel eines ganz jungen Laubtriebs, welcher erst den 2ten Blattwirtel angelegt hat. An älteren Trieben ist der Scheitel viel länger gestreckt, vgl. Sachs, Lehrb. p. 158. Weitere Erklärung im Text.

dem des Stengels hervor. Sie sollen mit den gleichen Namen wie diese bezeichnet werden, soweit sie denselben genau entsprechen. Zu dem den Körper der Wurzeln aufbauenden Meristem kommt aber bei allen Wurzeln hinzu die als Wurzelhaube (Calyptra) bekannte, conische, aus Zellschichten aufgebaute Kappe, welche den meristematischen Vegetationspunkt bedeckt und von diesem aus, in dem Maasse als die Zellen an ihrer Aussenfläche absterben, Zuwachs erhält. Insofern dieser Zuwachs in bestimmten Fällen von einer besondern Meristemschicht ausgeht, ist letztere, nach Janczewski, als die calyptrogene zu unterscheiden. Welche genetischen Beziehungen sie bei der Hauptwurzel der Keimpflanze zu den ersten Meristemzellen des hypocotylen Stengeltheils hat, muss, wie schon oben gesagt wurde, hier unerörtert bleiben. Auch von der durch Janczewski grösstentheils bekannten Anlegung der Meristemschichten der Seitenwurzeln sei hier abgesehen.

An dem bereits im Längenwachsthum begriffenen, thätigen Vegetationspunkt der Angiospermen-Wurzeln sind durch Janczewski vier nach den Arten, resp. Gruppen verschiedene Fälle der Gliederung bekannt

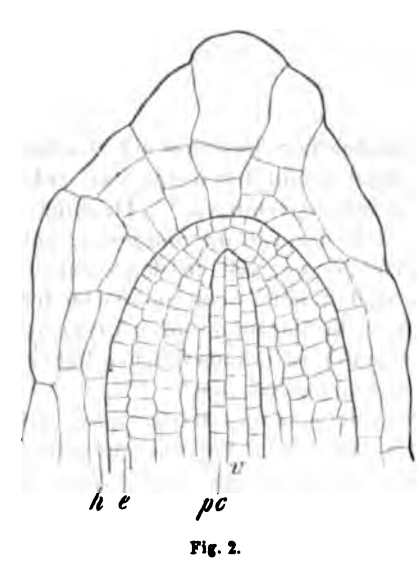


Fig. 2.

1. Das Meristem des Scheitels gliedert sich in 4 scharf gesonderte Schichten: Pleromstrang, Periblem, Dermatogen und die dieses bedeckende und in ihrer wenig ausgiebigen Thätigkeit bald erlöschende Calyptrogenschicht. Diese Gliederung ist nur bei 2 monocotylen Wasserbewohnern gefunden, nämlich Hydrocharis und Pistia Stratiotes (Fig. 2).

2. Scharf abgegrenzter Pleromstrang und Calyptrogenschicht. Zwischen beiden in dem Scheitel des Vegetationspunktes eine einschichtige Initialgruppe, welche sich dicht hinter dem Scheitel spaltet in Periblem und Dermatogen (resp. Rinde und Epidermis). So bei der Mehrzahl der untersuchten Monocotyledonen: Allium-, Canna-Arten, Hordeum vulgare, Triticum vulgare, Zea Mais (Fig. 3), Stratiotes aloides, Alisma Plantago, Acorus Calamus (Janczewski).

Treub[1]) gibt, nach seinen ausgedehnten Untersuchungen, diese Gliederung an für die Juncaceen, Haemodoraceen, Cannaceen, Zingiberaceen, Typha, Cyperaceen, Gramineen, Commelineen, Potameen, Juncagineen, Sagittaria, Limnocharis, Stratiotes. Er differirt dagegen von Janczewski bezüglich Allium, Acorus, Alisma, insofern er bei den Liliaceen

Fig. 2. (450) Pistia Stratiotes. Medianer Längsschnitt durch eine junge Seitenwurzel. *h* Wurzelhaube, resp. Calyptrogenschicht. *e* Dermatogen, *pc* äussere Lage des Pleromstrangs (Pericambium), *v* axile Gefässanlage in diesem. Zwischen *e* und *pc* das im Scheitel einschichtige Periblem.

1) M. Treub, Le méristème primitif de la racine dans les monocotylédones. Leiden, 1876.

Astelieen, Xerotideen, Aspidistreen, Ophiopogoneen, Amaryllideen, Hypoxideen, Dioscoreen, Taccaceen, Bromeliaceen, Musaceen, Orchideen, Palmen, Pandaneen, Cyclantheen, Aroideen ausser Pistia, ferner den Irideen, Pontederieen, Sparganium, Butomus und mit Zweifel Alisma — indem er bei diesen Familien distincte Calyptrogeninitialen nicht zugibt. Er findet vielmehr über dem scharf umschriebenen Pleromscheitel eine meist zwei Schichten starke Gruppe gemeinsamer Initialen für Haube, Dermatogen und Periblem. Hiernach würden die letztgenannten Familien einen besondern, von dem der erstgenannten einigermassen verschiedenen Typus darstellen. —

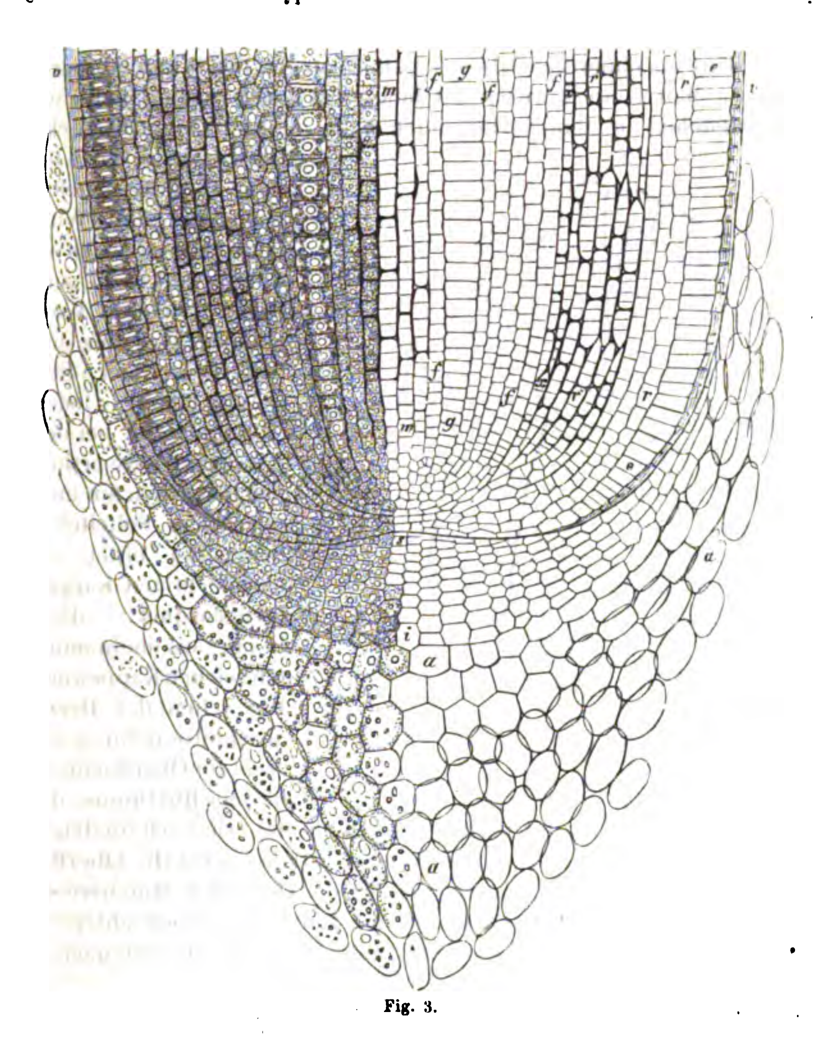


Fig. 3.

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Zea Mais, aus Sachs' Lehrb. a—a äussere, *i* innere Lagen der Wurzelhaube, *s* Calyptrogen-Schicht. *mgff* Plerom; *g* Gefässanlage. *x*, *r—r* Periblem, resp. die aus diesem hervorgegangene Rinde. *e* Epidermis, resp. Dermatogenschicht (*v* verdickte Aussenwände ihrer Zellen). — Ueber dem zwischen *m* und *s* deutlichen Plerom-Scheitel gehen die Dermatogen- und Periblemschichten in vorliegender Figur in zwei, die vertiefte Mitte einnehmende Initialschichten über; nach Janczewski müsste die Initialgruppe einschichtig sein.

3. (Fig. 4) Pleromstrang und Periblem scharf abgegrenzt, letzteres über dem Pleromscheitel bedeckt von einer gemeinsamen Initialschicht für Dermatogen und Wurzelhaube. Die zur Oberfläche des stumpf conischen Scheitels parallelen Theilungen der Initialschicht fügen über dem Scheitel einerseits nur neue Zellen zur Wurzelhaube und regeneriren andrerseits die Initialschicht selbst. Mit der Entfernung von dem durch das Längenwachsthum vorrückenden Periblemscheitel werden diese Theilungen seltener und hören zuletzt auf. Die letzte derselben spaltet die Initiale in eine Zelle, welche der Wurzelhaube, und eine andere, welche als dauerndes Glied dem Dermatogen des Wurzelkörpers hinzugefügt wird. Man kann hiernach mit Janczewski auch sagen, Haube und Dermatogen entstehen in dem vorliegenden Falle aus der Calyptrogenschicht. — Die durch die letzte beschriebene Theilung angelegte Dermatogen- und Wurzelhaubenzelle theilen sich weiterhin durch senkrecht zur Oberfläche gerichtete Wände, aus jeder geht daher ein mehr- bis vielzelliger Schichtabschnitt hervor. Jeder dieser Abschnitte ist bei der Haube mit den gleichwerthigen seitlich benachbarten und andern über dem Scheitel entstandenen zu einer conischen einschichtigen Kappe zusammengeordnet, die ganze Haube aus ineinandergesetzten solchen Kappen aufgebaut. Die Zellen der Dermatogenabschnitte dehnen sich senkrecht zur Oberfläche, und zwar in dem Rhythmus, dass jeder Abschnitt geraume Zeit in der bezeichneten Richtung erheblich niedriger bleibt als der nächstältere, vom Scheitel entferntere. Daher wird die Oberfläche der Dermatogenschicht scheitelwärts in bestimmten Abständen stufenweise enger. Jede Stufe wird bedeckt von dem ihr der Entstehung nach entsprechenden Haubenschichtabschnitt, und dieser sitzt mit seinem Rande der nächstuntern, resp. nächstältern Stufe auf.

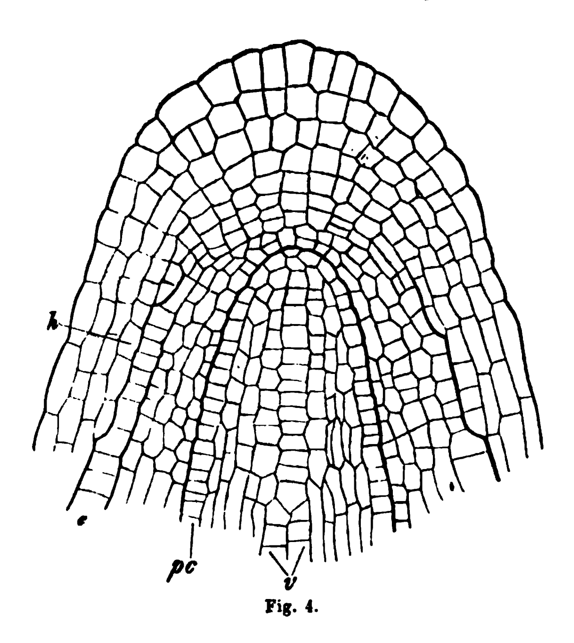


Fig. 4.

Eine nicht ganz unwesentliche Verschiedenheit innerhalb des in Rede stehenden Gliederungstypus kommt nach Janczewski in sofern vor, als bei der Mehrzahl der untersuchten Pflanzen das Periblem an seinem Scheitel aus einer einzigen (Fig. 4) oder zwei in einer Schicht neben einander liegenden Initialzellen besteht und erst unterhalb des Scheitels mehrschichtig wird, in einem

Fig. 4. (210) Polygonum Fagopyrum, Wurzelspitze, medianer Längsschnitt. *pc* Pericambium, Aussengrenze des Pleromstrangs. *e* Dermatogen, resp. Epidermis, zwischen *pc* und *e* Periblem, *h* Wurzelhaube.

Falle dagegen, nämlich bei Linum usitatissimum, der Periblem-Scheitel aus zwei Initialschichten besteht. Die eine, innere oder untere dieser verhält sich wie in dem soeben genannten ersten Falle. Die andere, äussere gehört einer das

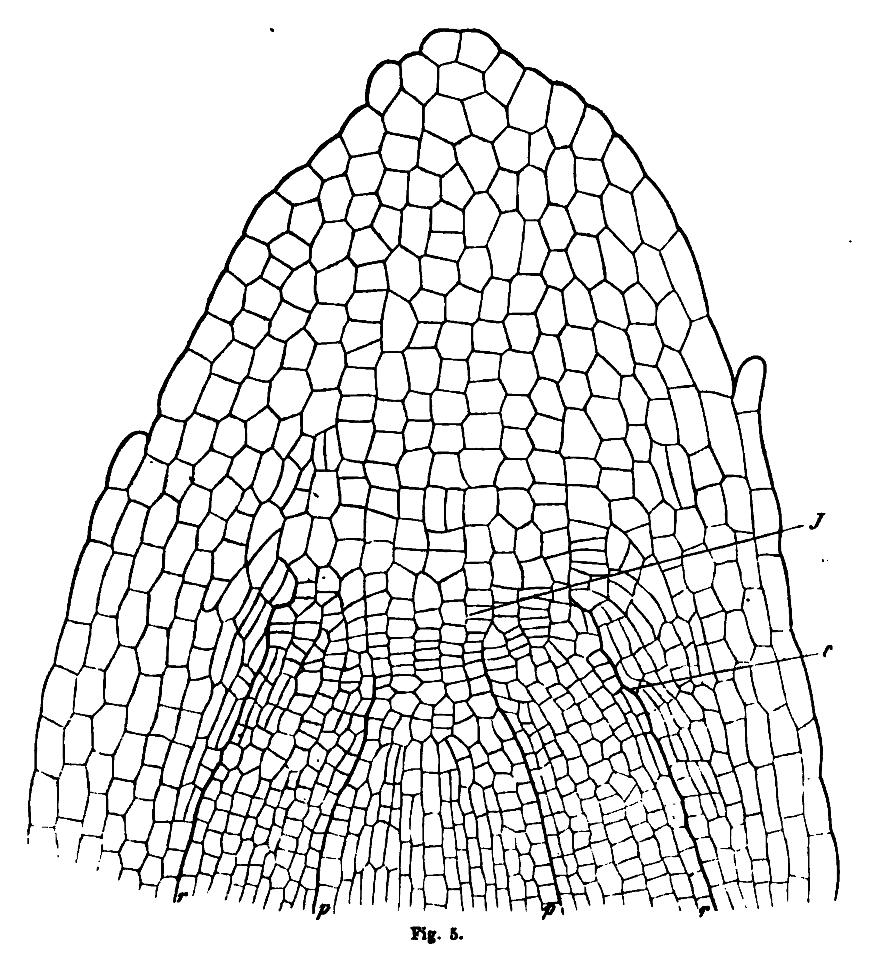


Fig. 5.

ganze Periblem umziehenden Zellenlage an, welche sich nach Art der dermatogenen immer nur senkrecht zur Oberfläche theilt, daher immer einschichtig bleibt.

Zu dem beschriebenen Typus gehören jedenfalls die Mehrzahl der Dicotyledonen. Helianthus annuus, Fagopyrum, Raphanus sativus, Myriophyllum, Salix-Arten, Casuarina stricta, Linum usitatissimum, Primulaceen [1]) sind genauer untersucht.

Fig. 5. (240) Pisum sativum. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze, nach Janczewski. *p—p* Plerom, *p—r* Periblem, *J* die gemeinsame quere Initialzone, *c* ihre seitliche Fortsetzung.

---

1) Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Strassburg 1875.

4. Der vierte Angiospermen-Typus (Fig. 5) ist beobachtet bei den untersuchten Cucurbitaceen (Cucurbita) und Papilionaceen (Pisum, Phaseolus, Cicer). Hier geht quer über den Vegetationspunkt eine gemeinsame Initialzone, aus deren Theilungen nach der Haubenseite successive Schichten, welche dem conischen Mitteltheil der Haube zugefügt werden, hervorgehen, nach dem Wurzelkörper zu aber ein mächtiger Pleromstrang und ein vielschichtiger Periblemkörper von der ohngefähren Form eines gegen die Initialschicht offenen Hohlcylinders. Von seinem Rande aus schlägt sich jener quere initiale Meristemstreifen gleichsam um über die angrenzende Aussenfläche des Periblems, um hier eine Strecke weiter als Initialschicht zu fungiren, und zwar einerseits für die die Seiten der Wurzelspitze bedeckenden Randstücke der Haube, andrerseits für die Dermatogenschicht des Wurzelkörpers. Die Entstehung beider, der Seitentheile der Haube und des Dermatogens, aus den betreffenden Abschnitten ihrer gemeinsamen Initialschicht geschieht auf dieselbe Weise wie die der gleichnamigen Theile im dritten Typus.

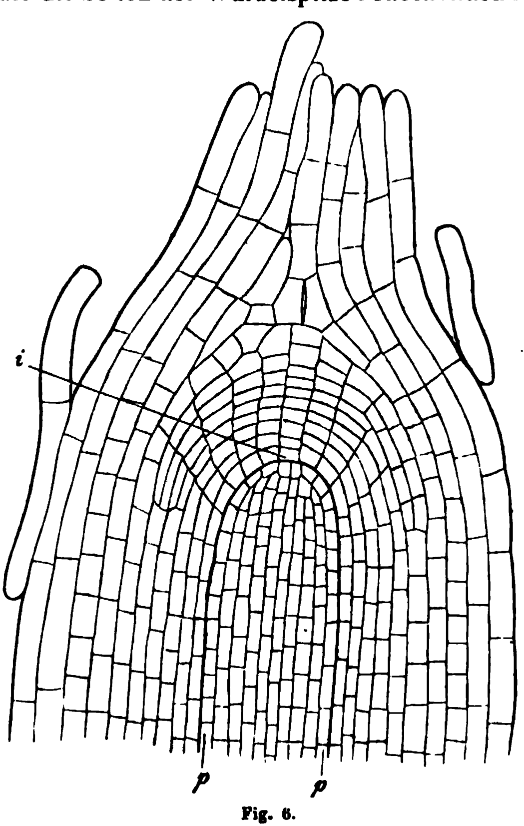


Fig. 6.

II. Bei den Gymnospermen ist die Meristemgliederung im Wurzel-Vegetationspunkt[1] von den beschriebenen Angiospermentypen wesentlich verschieden (vgl. Fig. 6). Die Mitte nimmt ein scharf begrenzter Pleromcylinder (*p*—*p*) ein, dessen in Längsreihen geordnete Zellen an dem abgerundeten Scheitel gegen eine wenigzellige Initialgruppe convergiren. Das Plerom wird umgeben von einem aus zahlreichen — z. B. 12—14 bei Thuja occidentalis — ziemlich regelmässig concentrischen Schichten gebildeten Periblemmantel. Von den (bei Thuja 8—10) inneren Schichten dieses Mantels hat eine jede über dem Pleromscheitel ihre Initialgruppe, deren zur Oberfläche senkrechte (radiale) Theilungen die Vermehrung der Flächenelemente der Schicht einleiten. Zugleich

Fig. 6. (190) Juniperus Oxycedrus. Medianer Längsschnitt durch die Spitze einer Seitenwurzel. *p*—*p* Plerom, umgeben von etwa 16 Periblemschichten, deren äusserste die Haube darstellen. *i* die Region der Periblem- und Pleromintialen.

1) Strasburger, Die Coniferen etc. p. 340. Reinke, Morpholog. Abhandl. p. 1. Janczewski, l. c.

finden in der Scheitelregion successive Theilungen parallel der Oberfläche, also Verdoppelungen der Schichten statt (Fig. 6, *i*). Indem die radialen Wände der successiven Schichten ziemlich genau auf einander passen, sind die Zellen des Periblemmantels über dem Scheitel in entsprechend regelmässige Reihen geordnet. In dem Maasse als die Schichten durch die successiven Verdoppelungen über dem Scheitel nach aussen gedrängt werden, erlischt in ihnen die Theilung und findet Volumzunahme der Zellen statt; die im Scheitel jedesmal äussersten werden successive gelockert und als Wurzelhaube abgestossen. Es ist also hier weder eine calyptrogene noch eine dermatogene Schicht zu unterscheiden; als Haube über dem Meristemscheitel fungirt das äusserste Periblem. Der radial gereihte Scheitelstrang dieser ist in allen Fällen relativ stark entwickelt, seine Höhe ist in der Regel dem ganzen Querdurchmesser des Wurzelkörpers gleich oder grösser, selten (Taxus, Cycas circinalis) kleiner. In dem Maasse als er stärker entwickelt wird, tritt die Reihung der Zellen schärfer hervor, z. B. Pinus, Ephedra, Zamia integrifolia.

Die Gliederung des Meristemscheitels im Stamme der Gymnospermen [1]) zeigt verschiedenes Verhalten, welches sie einerseits der bei den typischen Angiospermen vorkommenden, andrerseits den Lycopodiaceen anschliesst. Während bei Araucaria brasiliensis, auch A. Cunninghami, Dammara und Cunninghamia, Dermatogen, Periblem und Plerom im äussersten Scheitel deutlich geschieden bleiben, laufen diese Schichten bei den Abietineen und bei Cycas in eine gemeinsame, den äussersten Scheitel einnehmende Initialgruppe zusammen; erst in einiger Entfernung unter dieser tritt, bei Abietineen schärfer als bei Cycas, Sonderung in die drei Schichten auf. Von besonderem Interesse ist Ephedra, weil hier, bei derselben Species (E. campylopoda) und wahrscheinlich wechselnd bei demselben Spross, das Verhalten zwischen den beiden genannten Extremen schwankt. Das einemal findet sich eine überall scharf unterschiedene Dermatogenschicht über den im äussersten Scheitel mehr oder minder deutlich getrennten beiden innern; in anderen Fällen gehen beide in eine mit dem Dermatogen ihnen gemeinsame oberflächlichste Initialgruppe zusammen. Eine ähnliche Reihe theils an Araucaria anschliessender, theils dem andern Extrem sich nähernder Fälle ergaben Strasburger's Untersuchungen an Taxus, Podocarpus, Saxegothea, Gingko, Thuja, Cupressus, Sequoja, Cryptomeria.

Bei der Anlegung der Blätter und normalen Seitensprosse sind Dermatogen und Periblem hier wie bei den Angiospermen allein betheiligt und in den meisten Fällen auch in derselben Form wie bei diesen. Bei den Abietineen finden jedoch auch der Oberfläche parallele Theilungen im Dermatogen der jungen Blattanlage statt.

III. Wie schon erwähnt, schliesst sich die Gliederung des Meristemscheitels der Lycopodien [2]) jener der Gymnospermen zunächst an. Das äusserste Stammende wird eingenommen von einer aus 2—4 prismatischen, mit ihrer

---

1) Strasburger, l. c. p. 323, Taf. 22, 23, 25. Pfitzer in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 56.

2) Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. Heft III, p. 10. Strasburger, Coniferen, p. 336. Hegelmaier, Botan. Zeitg. 1872, 798 ff. 1874 773. Bruchmann, Ueber Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jena 1874. Vgl. auch Russow, Vergl. Unters. p. 176.

Längsaxe zur Oberfläche senkrechten Zellen gebildeten Gruppe, welche die gemeinsam initiale ist für Periblem und Dermatogen, resp. eine diesem entsprechende Oberflächenschicht. Die gemeinsamen Initialen theilen sich durch zur Oberfläche senkrechte Wände und die Producte dieser Theilung, in dem Maasse als sie durch die Vorschiebung des längswachsenden Scheitels von diesem entfernt werden, theilen sich weiter parallel der Oberfläche in Initialen für die dermatogene und für Periblemschichten. Ein seitlich von dem Periblem begrenzter Pleromcylinder verlängert sich selbständig mit Hülfe einer eigenen Initialgruppe (oder Einzelzelle), welche die Mitte seines conisch verjüngten Scheitels einnimmt und direct unter der Initialgruppe der äussern Schichten liegt. Man trifft übrigens, wie schon Hegelmaier hervorhebt, auch Zustände, welche auf die Abstammung der Plerominitialen von der gemeinsamen Initialgruppe in der Scheiteloberfläche (durch Quertheilung) hindeuten. Möglich also, dass ein ähnliches Schwanken der Schichtenabgrenzung, wie bei den Coniferen, hier stattfindet. Die Blattanlegung geht bei den Lycopodien aus von einer Zelle der äussersten (Dermatogen-) Schicht, welche sich, nach Vorwölbung, zuerst parallel der Oberfläche und dann weiter theilt. Die Gliederung des Wurzel-Meristemscheitels bei den Lycopodien ist nach den Untersuchungen von Strasburger und von Bruchmann die gleiche, wie bei dem Typus 1 der Angiospermenwurzeln.

Für die Isoëtes-Wurzeln ergeben Bruchmann's Untersuchungen Uebereinstimmung mit dem 3. Angiospermentypus. Nach den Resultaten desselben Beobachters, welche mit denen Hegelmaier's[1]) bis auf eine minder wesentliche Differenz übereinstimmen, wird der Stammscheitel der Isoëten eingenommen von einer kleinen Gruppe für sämmtliches Meristem gemeinsamer Initialzellen. Längstheilungen dieser bilden die Mutterzellen für die peripherischen Meristemschichten und erneuern die Initialen; Quertheilungen derselben fügen dem Mitteltheil des Meristems neue Elemente zu. Eine Sonderung in die 3 distincten Schichten ist nicht wahrzunehmen.

An den Bau des Stammscheitels von Isoëtes schliesst sich zunächst die einigen Selaginellen und den Marattienwurzeln eigene Meristemgliederung an. Sie sei daher hier erwähnt, ihre Beschreibung aber der Kürze wegen erst weiter unten nachgetragen.

IV. Der Isoëtes-Stamm und die genannten Selaginellen und Marattiaceen bilden den Uebergang zwischen der vorstehend besprochenen und der für die überwiegende Mehrzahl der Pteridophyten geltenden Gliederung des Urmeristems (vgl. Fig. 7—9). Das Charakteristische für diese besteht darin, dass die gesammte Meristembildung des Scheitels ausgeht von einer einzigen Gesammtinitiale, welche nach ihrer apicalen Stellung auf Stamm- und Wurzelkörper die Scheitelzelle[2]) heisst. Successive Zweitheilungen spalten die Scheitelzelle jedesmal in eine apicale, welche die ursprüngliche Stellung und Gestalt behält, resp. durch Wachsthum wiederergänzt und also Scheitelzelle bleibt; und eine basale, untere, welche dem wachsenden Meristemkörper hinzugefügt wird. Letztere heisst Segmentzelle[3]). Fernere Theilungen der

1) Bot. Zeitg. 1874, 481.
2) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. II, 121 (1845), III, 157.
3) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. III, 491.

Segmentzelle bilden die Meristem- resp. späteren Gewebekörper weiter. Jeder aus einer Segmentzelle entstandene Meristemabschnitt wird ein Segment genannt. Bei den Wurzeln tritt zu diesen Vorgängen die ebenfalls von der Scheitelzelle ausgehende Haubenbildung hinzu, von welcher hier vorläufig abgesehen werden soll.

Die Scheitelzelle (Fig. 7—9) hat in den meisten hierhergehörigen Fällen die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide, mit convexer Grundfläche, welche die Scheitelfläche (Aussenwand) darstellt, während die Seitenflächen in den Meristemkörper eingesenkt sind. So bei allen hierher gehörigen Wurzeln mit Ausnahme der bezüglich der Scheitelzellform zweifelhaften der Selaginellen, und in der Mehrzahl der Stammscheitel. In anderen Fällen ist die Scheitelzelle keilförmig-zweischneidig, die gewölbte Grundfläche und die Spitze im übrigen ebenso orientirt wie bei den dreiseitigen: Stammscheitel von Salvinia, Azolla, manchen Selaginellen (S. Martensii, Kraussiana) und Polypodiaceen (Pteris aquilina, Polypodium rupestre, Lingua, aureum, punctulatum, phymatodes, Platycerium alcicorne, Stolonen von Nephrolepis undulata nach Hofmeister [1]).

An den Stolonen der letztgenannten Species nimmt sie mit der Erstarkung des Scheitels dreiseitig pyramidale Form an; bei Polypodium vulgare wechselt sie zwischen beiden Gestalten (Hofmeister).

In der Keimpflanze von Selaginella Martensii erhält die Scheitelzelle des Hauptsprosses und der ersten beiden Gabelsprosse in Folge entsprechender Theilungen vierseitig keilförmige Gestalt, welche jedoch bald in die zweischneidige zurückgeht. [2]

Jedes Segment wird als eine tafelförmige Zelle von der Scheitelzelle abgetrennt durch eine Theilungswand, welche einer Seitenfläche jener annähernd parallel ist und Hauptwand [3] des Segments heisst. Jedes Segment hat zwei Hauptwände, die eine (akroskope), durch welche es von der Scheitelzelle abgetrennt wurde, die andere (basiskope), mit welcher es an ein älteres Segment angrenzt. Seine Aussenwand ist das durch die Ansatzlinie der akroskopen Hauptwand von der Aussenwand der Scheitelzelle abgeschnittene Stück; seine Seitenwände die durch die Ansatzlinien derselben Hauptwand von den akroskopen Hauptwänden seitlich angrenzender Segmente abgeschnittenen Stücke.

Die Hauptwände, welche die successiven Segmente von der Scheitelzelle beschneiden, sind den Seitenflächen oder Hauptwänden dieser der Reihe nach abwechselnd parallel; sie stehen also bei zweischneidiger Scheitelzelle wechselnd vor der einen und der andern Seitenfläche dieser, jede vor der zweitältern Hauptwand; bei dreikantiger Scheitelzelle in spiraliger Folge successive vor den drei Seitenflächen, jede vor der drittältern Hauptwand und an die beiden nächstältern seitlich angesetzt. Sämmtliche Segmente eines Meristemscheitels stehen demnach (von späteren Verschiebungen abgesehen) in so vielen geraden, der Axe parallelen Zeilen als die Scheitelzelle Seitenflächen hat.

---

1) Hofmeister, Beitr. zur Kenntniss der Gefässkryptogamen II. Abhandl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. V.

2) Pfeffer, Entw. d. Keims v. Selaginella. Hanstein, Bot. Abhandl. Bd. I.

3) Cramer, Ueber Equisetum, in Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuchungen, 3. Heft. p. 21. (1855).

Die Hauptwände eines eben abgeschnittenen Segments sind der Form der Scheitelzelle entsprechend zu der gerade und senkrecht gedachten Axe des Meristemscheitels spitzwinklig geneigt. Mit dem fortschreitenden Wachsthum ändert sich die Gestalt des Segments und mit derselben auch die Richtung der Hauptwände, resp. der diesen entsprechenden Flächen, derart dass letztere, auf die senkrechte Axe bezogen, horizontale Lage erhalten. Eingehende Erörterungen dieser Erscheinungen und des Wachsthums der Scheitelzelle selbst s. bei Nägeli u. Leitgeb. l. c. p. 91. Die Figur 7 *A*, welche diesen Autoren entnommen ist, mag den Vorgang veranschaulichen.

Die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente werden successive durch weitere Theilungen zu mehr- bis vielzelligen Meristemkörpern. Jedes stellt in Folge der angegebenen, mit dem Gesammtwachsthum eintretenden Gestalt- und Lagenänderung ein Stück einer mehr und mehr horizontal gestellten Scheibe dar, welches in der Mittellinie mit den genetisch nächsten scheibenförmigen Segmentstücken zusammenstösst. Ein in einiger Entfernung vom äussersten Scheitel geführter Querschnitt trifft ebensoviele mit einander vereinte Segmente als gerade Zeilen dieser vorhanden sind, also bei zweischneidiger Scheitelzelle 2, bei dreiseitiger 3. Die Theilungen schreiten rasch voran und erfolgen in den successiven Segmenten — wenn man, was hier geschehen soll, von den seitlichen Ausgliederungen absieht — in den successiven Segmenten gleichsinnig und in gleicher Folge. Man findet daher die Segmente jedes Querschnitts in annähernd dem gleichen Theilungsstadium.

In den Fällen, wo es gelungen ist, die successiven Theilungen genau zu verfolgen — Stammende der Equiseten, Azolla, Selaginella Martensii, theilweise auch Salvinia und besonders an den Wurzeln von Equisetum, Azolla, zahlreicher Filices und Marsiliaceen — sind für die ersten Stadien der Weiterbildung eines Segments dreierlei nach ihren Richtungen und Resultaten verschiedene Theilungen zu unterscheiden, nämlich

1) Etagentheilungen, d. h. Zerlegung des Segments in übereinander stehende und einander ähnliche Stockwerke, mittelst den Hauptwänden wenigstens annähernd paralleler Theilungswände.

2) Radiale Halbirung, Zerlegung eines Segments in nebeneinander liegende, niemals ganz gleiche Hälften durch eine (nicht genau) radial gestellte Wand; bei zweireihig angeordneten, in dem kreisförmig gedachten Querschnitt also Kreishälften entsprechenden Segmenten theilt die in Rede stehende Radialhalbirung den Querschnitt in (ungleiche) Quadranten; bei dreireihiger Anordnung in Sextanten; die betr. Wände werden hiernach bezeichnet. In dem ersteren Falle folgt der Quadrantentheilung entweder abermalige Halbirung durch Octantenwände (Stamm von Salvinia, Azolla) oder nur jeder grössere Quadrant wird noch einmal halbirt, als jedes Segment durch 2 Radialwände in 3 Zellen getheilt (Stamm von Selaginella Martensii).

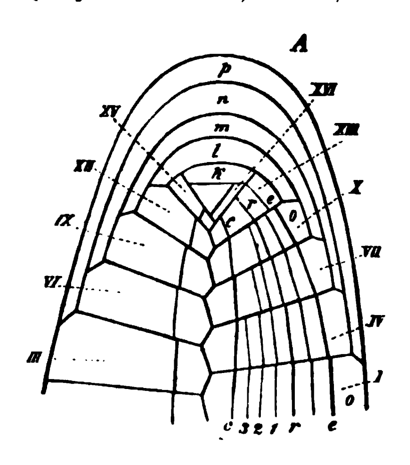
3) Schichtentheilungen, d. h. Theilungen durch tangentiale Wände in concentrische, der Oberfläche parallele Schichten.

Diesen als erste successive Theilungsschritte auftretenden folgen in jedem Stockwerke und jeder Schicht fernere Theilungen nach den 3 Hauptrichtungen

je nach Species mannichfach wechselnd und den definitiven Aufbau des Abschnitts zu Ende führend.

Von jenen drei ersten Theilungsschritten ist der unter 3) genannte selten der erste. Sie treten meistens auf, wenn man sie nach obigen Ziffern kurz bezeichnet, in den Successionen 1, 2, 3 (Stammspitze von Equisetum, Salvinia) oder 2, 3, 1 (Farnwurzeln), 2, 1, 2, 3 (Stammspitze von Azolla); nur in der Wurzel von Azolla fand Strasburger die Folge 3, 2 u. s. f. In Beziehung zu den zu bildenden Meristem-, resp. späteren Gewebeschichten sind also die ersten Theilungsproducte der Segmente, mit Ausnahme des letztgenannten Falles, noch gemeinsame Initialen.

Aus den unter 3) genannten Schichtentheilungen gehen Meristemschichten hervor, welche den drei Hauptschichten der Angiospermenwurzel, Plerom, Dermatogen und Periblem ihrer Anordnung nach entsprechen und auch in vielen — wenngleich nicht allen — Fällen, z. B. den Farn- und Equiseten-Wurzeln, die gleiche Weiterbildung erfahren wie die gleichnamigen Schichten in dem gleichnamigen Gliede der Angiospermen. Sie sind in der Mehrzahl der Fälle scharf abgegrenzt dadurch, dass die sie abtrennenden Wände (gleich den übrigen Längswänden) der successiven Segmente immer ziemlich genau auf einander passen. Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, handelt es sich bei der in Rede stehenden Erscheinung um mehr als eine, mindestens um 2 successive Theilungen.



Schon in den ersten Theilungsschritten herrschen, wie aus vorstehender Zusammenstellung ersichtlich, nach den Einzelfällen mehrfache Verschiedenheiten. In noch höherem Maasse gilt dieses von den spätern, die Segmente ihrer definitiven Ausbildung entgegenführenden. Auf die Eigenthümlichkeiten der Einzelfälle hier gleichmässig einzugehen, würde viel zu weit führen. Es seien daher, unter Hinweisung auf die Specialliteratur, zumal auf Strasburger's Schilderung der vielen Besonderheiten bei Azolla, hier nur einige Beispiele hervorgehoben, zugleich mit Rücksicht auf manche in Obigem unerörtert gebliebene Gestaltverhältnisse.

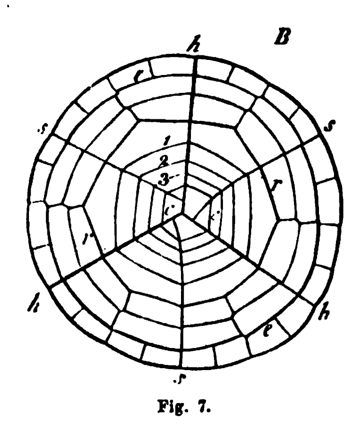


Fig. 7.

In dem Wurzelkörper der Equiseten, Polypodiaceen, Marsiliaceen (Fig. 7, 8) beginnt, nach Nägeli und Leitgeb, die Theilung jedes Segments (*h*—*h*, Fig. 7 *B*) mit dem Auftreten

Fig. 7. Schema der Zellfolge in der Wurzelspitze von Equisetum hiemale, nach Nägeli und Leitgeb. *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt am untern Ende von *A*. *h* Hauptwände, *s* Sex-

der **Sextantenwand** *s*. **Dieselbe steht vertical und, wie oben angegeben wurde, ohngefähr,** aber nicht genau radial; sie setzt in der Mitte der Aussenwand **jedes Segments an, reicht** aber mit ihrem innern Rande nicht in den innern Winkel dieses, sondern stösst, leicht gebogen, ausserhalb des letztern an den innern Theil der Seitenwand. Die Ausbiegungen successiver Sextantenwände sind in der Regel, doch nicht immer homodrom und gegen die Aufsteigeseite der Segmentumläufe gerichtet. Die Sextanten eines Querschnitts sind hiernach abwechselnd nach Gestalt und Grösse in dem Maasse ungleich, als die Ansatzstelle der Sextantenwände von dem innern Segmentwinkel entfernt ist; am meisten unter den beobachteten Fällen bei Equisetum, am wenigsten bei den Marsiliaceen. — Auf ähnlichen Verhältnissen beruht bei den oben genannten Pflanzen mit 2 Segmentreihen die Ungleichheit der Quadranten, Octanten u. s. w. eines Querschnitts. — Jeder Sextant wird zweitens durch eine tangentiale Wand (*c*) getheilt in eine meist kleinere innere und eine grössere äussere Zelle, der Grössenunterschied zwischen beiden ist in dem bezeichneten Sinne zu Gunsten der äussern um so beträchtlicher, je dünner die Wurzel ist. Die innere Zelle ist Plerominitiale, die äussere wird im einfachsten Falle zunächst durch eine tangentiale Wand *e* abermals getheilt in 2 Zellen, deren äussere die Initiale des Dermatogens, die andere die des Periblems ist. Das Dermatogen bleibt im einfachsten Falle einschichtig, indem seine Zellen nur wechselnd horizontale und verticale Radialtheilungen erleiden, kann aber auch

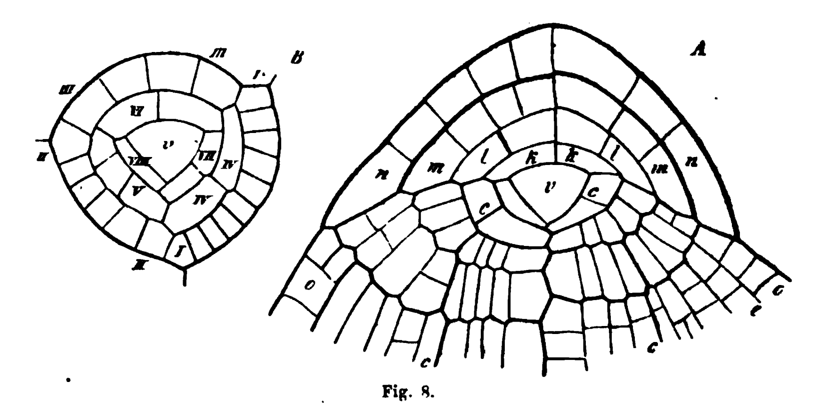


Fig. 8.

nochmals tangential getheilt werden. Die beiden andern Schichten werden durch successive Verticalwände, zu welchen erst später quere Etagentheilungen hinzukommen, in bestimmter, hier zunächst nicht zu verfolgender Ordnung weiter getheilt und ausgebildet. Bei stark in die Dicke wachsenden Wurzeln kann übrigens schon nach Auftreten der Wand *c* jede Aussenzelle sich zunächst einmal radial senkrecht in 2 theilen, in welchen dann erst die Theilung durch *e* eintritt.

Im Stammscheitel der Equisetum-Arten (Fig. 9) wird, nach Cramer, Reess, Sachs, jede Segmentzelle zuerst den Hauptwänden parallel in 2 annähernd gleiche Stockwerke getheilt (*B*, *C*, *D*); dann folgt in jedem dieser die Theilung in wechselnd ungleiche Sextanten *F*, wie in der Wurzel; abnormer Weise in manchen Fällen (Vgl. Reess, Pringsh. Jahrb. VI Taf. X, 8) in einem Segment 2 ungleichsinnig ausbiegende Sextantenwände. Die nächste Theilung in den Sextanten ist entweder, dem Wurzelschema entsprechend, eine tangentiale

tantenwände, *c* (»Cambiumwand«) die 1te, *e* (Epidermiswand) die 2te, *r* (Rindenwand) die 3te tangentiale Wand, die successiven weiteren Tangentialtheilungen zwischen *c* und *r* durch die Ziffern 1, 2, 3 bezeichnet.

In *A* bezeichnen die Ziffern I—XVI die successiven Segmente; die Buchstaben *k*, *l*, *m*, *n*, *p* die successive älteren Wurzelkappen. *o* Epidermis (Dermatogen). — Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 8. (250) *A* Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Pteris hastata, *B* Querschnitt durch die Scheitelzelle der Wurzel und die angrenzenden Segmente von Athyrium filix femina, beide nach Nägeli und Leitgeb. *v* Scheitelzelle, die übrigen Buchstaben und Ziffern wie in Fig. 7. Aus Sachs, Lehrb.

senkrechte in Aussen- und Innenzelle, oder eine nicht genau radial senkrechte, welcher die tangentiale erst nachfolgt (*E*). Beides kommt neben einander vor; die Anordnung der als Plerom-Initialen anzusprechenden Innenzellen, welche hinfort wechselnd allseitswendige Theilungen erfahren, wird hierdurch vielfach unregelmässig. In den Aussenzellen folgen

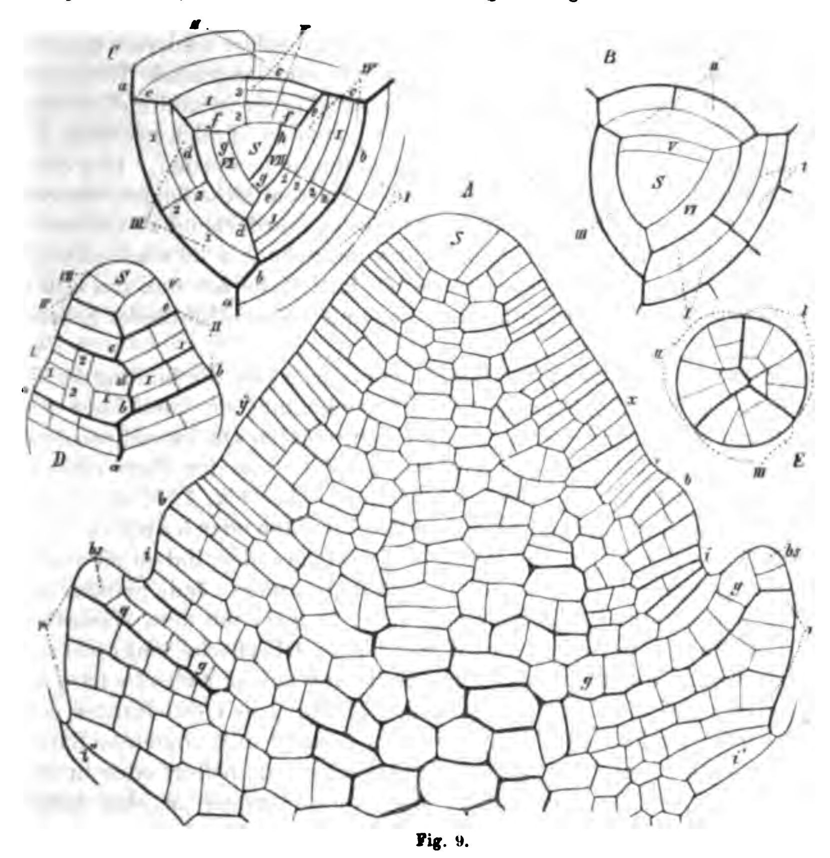


Fig. 9.

nun lebhafte, theils den Hauptwänden parallele, theils radial und tangential senkrechte Theilungen, für welche eine bestimmte Ordnung nicht festgestellt ist, und aus welchen erst in sehr vorgeschrittenem Entwicklungsstadium eine als Dermatogen anzusprechende Oberflächenschicht abgegrenzt wird.

In den drei ersten (hier allein genauer festgestellten) Theilungsschritten der Segmente entspricht der Stammscheitel von Salvinia, nach Pringsheim's Darstellung, dem vom Equisetum, mit den Differenzen, welche aus der Zweizahl der Segmentzeilen folgen.

Fig. 9. **Stammscheitel von Equiseten.** *A* (350) Längsschnitt durch einen kräftigen Spross von E. Telmateja, *B* Ansicht des Scheitels eines solchen von oben (Sachs). *C*, *D*, *E*, von E. arvense nach Cramer. *C* schematischer Grundriss der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente. *D* Optischer Längsschnitt einer Stammspitze. *E* Querschnitt durch I in *D*. *S* überall Scheitelzelle. Die römischen Ziffern I, II . . (in *B* lies IV statt VI) bezeichnen überall die Segmente; die arabischen Ziffern 1, 2, 3 . . . die successiven Theilungswände innerhalb eines Segments; die Buchstaben *a*, *b* . . . in *C* und *D* die successiven Hauptwände. In *A* bezeichnen ferner: *x*, *y* die oberste, jüngste Anlage eines zum Scheidenblatt werdenden Ringwulstes. *b b* eine ältere solche. *bs* Scheitelzellen einer noch ältern Blattanlage. *g* Zellreihen, aus welchen die Gefässbündel hervorgehen; *i* die untersten Zellschichten der Segmente. *r* Anlage der Rinde der Internodien. Der breite Mittelstreif zwischen *g* und *g* Plerom. (Aus Sachs, Lehrbuch).

Für die Mehrzahl der Stammspitzen der Farne[1]) ist es zweifelhaft und bedarf noch weiterer Untersuchung, ob und wie weit die ersten Theilungsschritte der Segmente dem aus vorstehend besprochenen einfacheren Fällen gewonnenen Schema entsprechen. Jedenfalls geht aus den schon ältern Darstellungen Hofmeister's (Beitr. II) hervor, dass die Segmente sofort zahlreich wiederholte, sowohl den Hauptwänden parallele als radiale und tangentiale Theilungen erfahren und durch diese der wachsende Meristemkörper in zahlreiche Zellschichten und -Zeilen zerlegt wird, welche den Segmenten ähnlich geordnet, in welchen aber die einzelnen Segmentgrenzen undeutlich werden. Eine dauernde Dermatogenschicht ist erst nach zahlreichen Tangentialtheilungen unterscheidbar; eine Grenze zwischen Plerom und Periblem vorderhand zweifelhaft.

Der Aufbau der Blätter geht bei den mit Scheitelzelle wachsenden Pflanzen von einer vom Segment abgegliederten Initialzelle aus und das Blatt selbst wächst, wenigstens in den Anfangsstadien mit segmentbildender Scheitelzelle (Fig. 9 *A*, *bs*).

Bei den Wurzeln der in Rede stehenden Farne geht die Bildung der Haube ebenfalls von der Scheitelzelle aus und zwar beginnt sie damit, dass nahe der Scheitelfläche dieser eine zur Längsachse rechtwinklige Querwand von dem sonst unveränderten Körper der Scheitelzelle eine Zelle von der Form eines flachen Kugelabschnitts trennt, die primäre Kappenzelle (Fig. 7, 8, *A k*). Diese ist die Initiale entweder einer der einfachen Zellschichten oder Kappen (*l, m, n, p* aus deren Zusammenfügung die Haube sich aufbaut, oder, indem sie nochmalige Quertheilungen erfährt, die Initiale eines Kappenpaares. Jede primäre Kappenzelle wird sofort getheilt durch longitudinale, zu ihrer mit dem Wachsthum der Wurzelspitze mehr und mehr convex werdenden Oberfläche senkrecht stehende Wände und zwar zunächst durch eine mediane Wand in 2 gleiche Längshälften, welche durch auf die erste rechtwinklige Theilung in 4 Quadranten gespalten werden. Jede Quadrantenzelle wird wieder getheilt in 2 ungleiche Hälften und zwar durch eine Längswand, welche die Aussenwände halbirt oder in ungleiche Stücke theilt und dann gekrümmt nach innen laufend an eine Seitenwand sich ansetzt. Die weiteren in den so gebildeten 8 Zellen der Kappe auftretenden Theilungen werden successive unregelmässiger und mögen bei Nägeli und Leitgeb nachgesehen werden. Wo die primäre Kappe sich in 2 theilt, geschieht dies nach Beendigung der 3 ersten Längstheilungen.

Nach Hofmeister, Hanstein, Nägeli und Leitgeb wird in der Regel eine primäre Kappenzelle nach je einem Segmentumlauf des Wurzelkörpers von der Scheitelzelle abgeschnitten. Im Längsschnitt wird daher in den oberen jüngern Querzonen jedes folgende Segment seitlich von einer neuen Kappe (beziehungsweise einem Kappenpaare) bedeckt. Abweichungen von dieser Regel kommen jedoch vor. Jede Kappenzelle setzt sich ferner an die Hauptwände des ihrer Abtrennung vorangehenden Segmentumlaufes an und dieses Verhalten bleibt vielfach eine Zeit lang daran erkennbar, dass jede Kappe im Längsschnitt einer treppenartigen Abstufung der Aussenwände zweier successiver Segmente mit ihrem Rande aufsitzt, es wird jedoch früher oder später durch die in Folge des Wachsthums eintretende Ausglättung der Stufen verwischt.

1) Ueber die von den übrigen Filices im engern Sinne abweichenden Erscheinungen bei Ceratopteris vgl. Kny, Entwickl. d. Parkeriaceen, Abhandl. d. K. Leop. Acad. Bd. 37 (1875

Hier ist endlich noch zurückzukommen auf die oben unerledigt gelassenen Erscheinungen bei manchen Selaginellen und den Marattiaceen.

Von den Arten der erstgenannten Gattung hat eine Anzahl, wie oben angegeben, am Stamm zweiseitige Scheitelzelle und zweiseitige Segmentbildung. Russow[1]) machte zuerst darauf aufmerksam, dass bei manchen Arten — nämlich S. arborescens, Pervillei, Wallichii, Lyallii — nicht eine einzelne Scheitelzelle, sondern eine scheitelständige Gruppe von Gesammtinitialen vorhanden ist. Strasburger[2]) hat S. Wallichii näher untersucht und gefunden, dass hier an Stelle einer Scheitelzelle zwei vorhanden sind, welche in Verbindung mit einander Segmente bilden. Jede derselben hat die Gestalt eines Keils mit schmal rechteckigem Querschnitt. Sie wird begrenzt von 5 Flächen, nämlich 2 annähernd gleichen, gleichschenklig dreieckigen Seitenflächen, deren Grundlinien den langen Seiten des Querschnittrechtecks entsprechen, zwei schmal rechteckigen Seitenflächen und einer fünften, ebenfalls schmal rechteckigen, welche die freie Scheitelfläche ist, während die Seitenflächen gleich denen einfacher Scheitelzellen dem Meristemkörper eingesetzt sind. Beide Zellen sind mittelst einer ihrer breiten dreieckigen Seitenflächen zu einem entsprechend gestalteten Doppelkeil verbunden und dieser so orientirt, dass die dreieckigen beiden Seitenflächen senkrecht zur Bauch- und Rückenfläche des (bilateralen) Stengels, die gemeinsame Wand des Scheitelzellpaares median gestellt sind. Man kann hiernach die breiten dreieckigen Flächen kurz die seitlichen, die schmalen rechteckigen die obere und die untere nennen. Segmente werden in jeder der beiden Scheitelzellen gleichförmig in der Folge gebildet, dass jedesmal erst eine den seitlichen Flächen parallele Hauptwand ein der Scheitelzelle annähernd gleiches Segment abschneidet, dann successive zwei schmale Segmente von quadratischem Querschnitt durch je eine der obern und der untern Seite parallele Hauptwand abgeschnitten werden. Auf diese folgen dann wieder seitliche Segmente u. s. w. So entstehen, wie in einer 4seitigen einfachen Scheitelzelle, 4 gerade Reihen von Segmenten, und zwar rechts und links je eine Reihe der keilförmigen, oben und unten je eine Doppelreihe der quadratischen. Letztere bauen Bauch- und Rückentheil, erstere die Flanken des Stengels auf.

Für die Marattiaceen ist der Stammscheitel noch wenig untersucht; Hofmeister (Beitr. II.) gibt bei Marattia cicutaefolia eine dreiseitige Scheitelzelle an. Der Meristemscheitel der Wurzeln dieser Pflanzen wird, wie schon Harting[3]) darstellt und Russow (l. c. p. 107) genauer beschreibt, gebildet von einer mehrzähligen Gruppe grosser vieleckig pyramidaler gemeinsamer Initialzellen. Von diesen werden erstlich durch Querwände nahe ihrer (breiteren) Aussen- oder Scheitelfläche Kappenzellen abgeschnitten, aus welchen sich die Wurzelhaube aufbaut; nahe ihrer Innenfläche Zellen, welche als Initialen den Pleromstrang weiter bilden. Ferner theilen sie sich durch Längswände, welche ihren Seitenflächen ähnlich, im übrigen anscheinend wenig regelmässig orientirt sind, in Tochterzellen, von denen die dem Scheitelpunkt nächsten immer wieder die

1) Vergl. Untersuchungen, p. 176.
2) Botan. Zeitg. 1878, 115.
3) De Vriese et Harting, Monogr. des Marattiacées, p. 41, Taf. 4.

Eigenschaften der Gesammtinitialen erhalten, die andern in dem Maasse, als sie dem Scheitelpunkt fernrücken, die peripherischen Meristemschichten bilden: zunächst durch zahlreich wiederholte tangentiale Längstheilungen, welchen dann noch radiale und quere folgen. Auch hier tritt eine Sonderung zwischen Periblem und Dermatogen erst in weit vorgeschrittenem Entwicklungsstadium ein.

Schliesslich mag hier noch der Meristemscheitel von Psilotum, der nach Strasburger je nach der Qualität der Sprosse entweder eine einfache Scheitelzelle oder eine mehrgliedrige Initialgruppe zeigt, unter Hinweisung auf Nägeli und Leitgeb und Strasburger's [1]) Untersuchungen kurz erwähnt sein.

Die vorstehende Uebersicht zeigt zunächst, dass schon die gleiche Gliederung des Meristems in dem Scheitel von Stengeln und Wurzeln, je nach den Gruppen des Pflanzenreiches und in solchen Gruppen, welche, wie die Selaginellen und Verwandte, Zwischenglieder zwischen grösseren Hauptabtheilungen darstellen, selbst je nach den einzelnen Arten, auf verschiedenem Wege, d. h. aus verschiedenen ersten Anfängen zu Stande kommt.

Kehren wir nun zu der Frage zurück, ob immer und nur bestimmte Meristemzonen bestimmten Gewebearten den Ursprung geben, so ist die allgemeinste Antwort nach unsern dermaligen Kenntnissen eine bestimmt verneinende. Allerdings gilt diese Negation nicht für alle einzelnen Fälle. Für die ganz überwiegende Mehrzahl der Wurzeln z. B. entspricht nicht nur jede der unterschiedenen Meristemschichten einem bestimmten Abschnitt eines bestimmten Gewebesystems, sondern es lassen sich selbst die einzelnen Theile jedes dieser Abschnitte vielfach bis zu ihren Sonderinitialen im Scheitelmeristem zurückverfolgen. Es ist daher auch für diese Fälle nicht nur zulässig, sondern der Anschaulichkeit wegen vorzuziehen, die Meristemschichten statt durch die oben gewählten Ausdrücke direct als Initialschichten des axilen Gefässstranges und seiner Theile, der Epidermis u. s. f. zu bezeichnen. Aber schon bei den Wurzeln treten Ausnahmen auf. Ihre Epidermis geht z. B. bei den Gymnospermen nicht aus einer distincten Dermatogenschicht hervor, so dass mit Recht dann von einer Pseudo-Epidermis geredet wird, wenn man als ächte Epidermis nur die von einer distincten Dermatogenschicht abstammende Zellenlage gelten lässt. In den Luftwurzeln der meisten Orchideen geht aus einer distincten Dermatogenschicht, wie unten gezeigt werden wird, eine von der Epidermis verschiedene Gewebeart hervor.

In weit höherem Maasse aber gilt die Negation der constanten Genesis bestimmter Gewebearten oder -systeme aus bestimmten Zonen des Primärmeristems für die blattbildenden Sprosse. Auch hier gibt es ja allerdings solche Beziehungen. Das Gefässbündelsystem vieler Phanerogamenstengel z. B. geht ausschliesslich aus dem Pleromstrang hervor; der Pleromstrang der Lycopodien bildet sich in den axilen Gefässstrang um; Dermatogen heisst bei den Phanerogamen nichts weiter als jugendliche Epidermis u. s. f. Aber auch der genau umgekehrte Fall kommt vor. Der aus den Innenzellen der Segmente erwachsende Pleromstrang wird bei Azolla (und Salvinia?) zu dem Gefässbündel

1) Bot. Zeitg. 1873, 118.

des Stengels; im Stengel der Equiseten [1] bildet er sich aus zu dem — grossentheils vergänglichen — axilen Parenchymcylinder, und das Gefässbündelsystem nach den vorliegenden Daten ausschliesslich aus der Periblemzone. Und die gesammten mit gleichen und gleichnamigen des Stengelpleroms continuirlich zusammenhängenden Gewebe und Gewebesysteme der Blätter werden nach den vorliegenden Daten ausserhalb des Pleroms gebildet, gleich dem ganzen Blatte aus dem Periblem und Dermatogen oder den diesen der Lage nach entsprechenden Meristemschichten. Nach alledem sehen wir also, dass bestimmte Beziehungen zwischen der ursprünglichen Gliederung des Meristems und der Bildung und Anordnung der definitiven Gewebe zwar selbstverständlich bestehen, dass dieselben aber nicht überall die nämlichen sind. Es muss daher zur Zeit die Gewebevertheilung für sich, wenn auch unter Rücksicht auf die Meristemgliederung, betrachtet werden, wenn der Gang der Betrachtung gleichmässig geordnet sein soll.

Gegen die vorstehende Anschauung ist in neuester Zeit eine andere geltend gemacht worden, indem Famintzin [2] unternommen hat, nachzuweisen, dass bei den angiospermen Pflanzen bestimmte Gewebesysteme, nämlich ausser der Epidermis besonders das Gefässbündelsystem, überall, d. h. in allen Theilen der Pflanze je aus denselben primären Meristemschichten ihren Ursprung nehmen, welche, schon im Embryo gesondert, sich selbständig neben und zwischen einander weiterbilden, wie die Keimblätter des Thierkörpers. Die Meristemschichten, um welche es sich handelt, sind im wesentlichen die von uns oben unterschiedenen. Ueber die Betheiligung des Dermatogens an der Gewebebildung kann keine Meinungsverschiedenheit bestehen, es fragt sich daher in der Hauptsache nur, ob das Gefässbündelsystem überall, d. h. in der ganzen Pflanze, aus der gleichen primären Meristemschicht entspringt. In Stamm und Wurzel ist, wenn man von einzelnen Controversen absieht, das Plerom oder eine bestimmte Region desselben der Initialtheil für alle Gefässbündel oder für die Hauptmasse derselben. Es fragt sich daher, ob die Theile des Gefässbündelsystems, welche von dem des Stammes in die Blätter gehen und diesen angehören, auch von dem Plerom des Stammscheitels abstammen. Dies könnte nicht anders geschehen als dadurch, dass sich Auswüchse des Pleroms zwischen die anderen Schichten des jung entstehenden Blattes einschieben und mit diesen wachsen, wie es oben für das gemeinsame Wachsthum von Dermatogen und Periblem angegeben wurde. Andere Beobachter finden dies nicht, sie sagen vielmehr, dass die Gefässbündel im Blatte gleich den übrigen innern Theilen dieses aus dem primären Periblem hervorgehen, indem bestimmte Streifen dieses die entsprechende Differenzirung zeigen, und dass sie sich an die des Stammes anschliessen in Folge der Orientirung der betreffenden Periblemstreifen. [3] Famintzin's Untersuchungen nun ergeben zwar schätzbare Aufschlüsse über Einzelvorgänge, aber kein neues Resultat für die Hauptfrage. Indem er nachweist, dass in Laubblättern, zumal von Papilionaceen, die Theile der Gefässbündel immer aus ganz bestimmten Lagen des Meristems hervorgehen, sagt er nichts neues, denn da die fertigen Gefässbündel im Blatte eine bestimmte Lage haben, muss dies auch für ihre Jugendzustände gelten. Den Nachweis, dass diese Bündel bildenden Lagen als Zweige von der betreffenden Pleromschicht des Stammes entspringen und sich zwischen die ungleichnamigen des Blattes einschieben, welchen er zur Begründung seiner Ansicht hätte führen müssen, bringt er nicht bei; vielmehr theilt er Beobachtungen mit, aus welchen das Gegentheil hervorgeht. Er gibt an, dass das Blatt besagter Papilionaceen, z. B. Trifolium-Arten, in einem bestimmten Jugendzustand aus 5 Meristemschichten besteht; die äusserste ist Dermatogen oder Epidermis, von den 4 innern sind nur die beiden innersten Ursprungsstätten für die Gefässbündel. Er

1) Vgl. Sanio, Botan. Zeitung 1864, p. 224.
2) Botan. Zeitg. 1875, 508. Beitr. zur Keimblatttheorie im Pflanzenreich, Mém. Acad. St. Petersbourg 7. Sér. T. XXII. Vgl. auch Bot. Zeitg. 1876, 540.
3) Vgl. besonders Sanio, Bot. Ztg. 1864, l. c.

gibt aber ferner an, dass in einem früheren Jugendzustand innerhalb des Dermatogen nur eine Schicht Meristemzellen liegt — welche nach unserer obigen Darstellung dem Periblem des Vegetationspunktes entstammen muss —; und dass die späteren 4 aus Theilung der Zellen jener einen hervorgehen. Es ist klar, dass hiermit die postulirte Einschiebung ausgeschlossen ist, auf welche sich die Keimblatttheorie gründen müsste.

Mit den Verschiedenheiten der Meristemgliederung stehen jedesmal solche des fertigen Baues in Verbindung; man kann sagen selbstverständlich, weil die in den Eigenschaften des Meristems gelegenen Ursachen für das Zustandekommen des Fertigen jedesmal andere sind.

Während aber die Differenzen in der Meristemgliederung jedesmal den vorzugsweise auf Grund anderer Erscheinungen unterschiedenen Abtheilungen des Systems, zumal den grösseren Gruppen, genau entsprechen, also z. B. alle Filices und Equiseten durch die Gliederung von Stamm- und Wurzelspitze ebenso sehr, wie durch ihren Zeugungs- und embryonalen Entwicklungsprocess unter einander übereinstimmen und von andern Classen verschieden sind; verhält es sich mit dem fertigen Bau vielfach anders. Der Bau des erwachsenen Equisetumstammes hat mit dem eines Farns nicht mehr Aehnlichkeit als mit dem einer ihm möglichst entfernt verwandten angiospermen Pflanze, sowohl bezüglich der äussern Gliederung als der inneren Structur; und ähnliche Divergenzen zwischen den Eigenschaften der fertigen Pflanzen und ihren die Verwandtschaftsbeziehungen anzeigenden embryonalen- und Meristemstadien finden sich allerorten. Umgekehrt ebenso oft die Convergenz der Eigenschaften verwandtschaftlich einander fernstehender Arten, wie sie sich äusserlich so scharf ausspricht in der Aehnlichkeit der heterogensten Gewächse, welche unter gleichen Bedingungen leben, wie Wasserbewohner, Steppen- und Strandvegetation u. s. f.

Der Grund dieser Erscheinungen ist nach den Gesichtspunkten der Descendenztheorie leicht einzusehen und oft genug angegeben worden. Die thatsächliche Gestaltung einer Species wird bestimmt durch die Vererbung der Eigenschaften ihrer Stammeltern und durch die Abänderungen, welche diese Eigenschaften infolge der Einwirkungen der Aussenwelt erleiden, die Anpassungen an diese. Die ererbten Eigenschaften müssen in denjenigen Stadien der ontogenetischen Entwicklung am deutlichsten erhalten bleiben, welche durch alle Generationen am unabhängigsten von, am meisten geschützt vor den äusseren Einwirkungen sind, und dies ist mit den embryonalen und ursprünglichen Meristemstadien der Fall. Diese geben bei jeder Art die ganze Reihe ihrer Abstammungsreminiscenzen am vollständigsten und deutlichsten wieder oder, was dasselbe ist, sie sind deutlicher nach den Abtheilungen des natürlichen Systems verschieden, als die späteren. Beeinflusst werden letztere allerdings auch durch die Vererbung. Allein die Wirkungen dieser können eher durch successive gehäufte Anpassungsabänderungen verwischt und von der ursprünglichen Richtung abgelenkt werden.

Sowohl in dem hier höchstens nebenher zu berührenden äusseren Aufbau, als in dem inneren, dem Bau- und der Anordnung der Gewebe, sind hiernach zweierlei Reihen von Erscheinungen zu unterscheiden. Einmal solche, in denen wir unmittelbare Wirkungen der Umgebung, unmittelbare Anpassungserscheinungen erkennen, weil sie bei Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaft auftreten, sobald dieselben den gleichen Lebensbedingungen ange-

passt sind; und weil dieselben selbst bei dem nämlichen Individuum mit diesen Lebensbedingungen wechseln können. Es ist kaum nöthig, hier als Belege die verschiedenen, in den ungleichsten Verwandtschaftskreisen wiederkehrenden Formen des Wuchses und die mit diesen verbundenen anatomischen Besonderheiten aufzuführen; oder die nach bestimmten Wohnorten auffallenden Aehnlichkeiten zwischen Arten, welche einander im System möglichst fern stehen. Von letzteren seien als die prägnantesten Beispiele nur erstlich die Wasserbewohner hervorgehoben, deren von ihrer systematischen Stellung unabhängige Aehnlichkeiten in den folgenden Capiteln vielfach zu erwähnen sein werden, und bei deren amphibischen Arten die auffallendsten Verschiedenheiten des gesammten Aufbaues eintreten, je nachdem ein Individuum oder selbst ein Theil desselben in oder ausserhalb des Wassers lebt. Sodann sei hingewiesen auf die fast identische Gestalt und Structur der allermeisten, systematisch noch so differenten Pflanzen angehörenden Wurzeln und auf die Besonderheiten, welche in diesen sofort erscheinen, wo eine eigenartige Anpassung eintritt, wie z. B. bei den Luftwurzeln epiphytischer Orchideen, den Stützwurzeln der Pandaneen, Iriarteen u. s. f.

Auf der andern Seite finden sich vielfach Erscheinungen im Bau sowohl wie der Gestaltung der Vegetationsorgane, welche zwar auch abzuleiten sind von in irgend einer Epoche der phytogenetischen Entwicklung geschehenen Anpassungen, aber zur Zeit nicht auf diese ihre Ursachen sicher zurückgeführt werden können; Eigenschaften, welche zu unbekannter Zeit und aus unbekannten Ursachen erworben, auf bestimmte Reihen successiver Generationen vererbt sind und derzeit Charactere von Arten, Genera, Ordnungen und Classen darstellen, entsprechend den von Blüthen-, Embryobildung u. s. f. entnommenen. Von den näher liegenden Erscheinungen dieser Kategorie seien beispielsweise genannt die Anordnung der Gefässbündel in den Stämmen und Blättern der meisten Monocotylen und Dicotylen, der Bau der Farngefässbündel, des Holzes bei den Coniferen, den meisten Chenopodiaceen u. a.

Entsprechend dem Sprachgebrauch, welcher die Eigenschaften, durch welche sich die Abtheilungen des Systems auszeichnen, ihre Charaktere nennt, kann man die (unerklärten) Erscheinungen dieser Kategorie als (unerklärte) anatomische Charaktere bezeichnen.

Da der thatsächliche anatomische Bau einer Species selbstverständlich durch die Combination der beiden Kategorien von Eigenschaften zu Stande kommt, so ist von vornherein zu erwarten, dass derselbe — gleich der äusseren Gestaltung — bei verschiedenen Arten um so mehr übereinstimmt, je näher ihre Verwandtschaft und je gleicher ihre Anpassung. Es gibt Fälle genug, wo dies zutrifft; die Coniferen, Filices, Chenopodiaceen, Cucurbitaceen können dafür einerseits wiederum angeführt werden als Gruppen von in jeder Hinsicht ähnlichem Bau bei meist gleichartiger Anpassung; andere Gruppen mit Genera und Species sehr ungleicher Anpassung zeigen nach letzteren sehr ungleiche Structurerscheinungen, z. B. die Ranunculaceen (Ranunculus, Batrachium, Thalictrum, Clematis etc.) Primulaceen (Lysimachia, Cyclamen, Hottonia u. a).

Von dieser Regel lehrt aber jede einigermassen ausgedehntere Untersuchung zahlreiche Ausnahmen kennen, nämlich einzelne Arten oder Genera oder Gruppen, welche innerhalb ihres der Regel folgenden engeren oder weiteren Ver-

wandtschaftskreises durch besondere Eigenthümlichkeiten des Baues ausgezeichnet sind, welche zwar als ererbte Consequenzen von Anpassungen der speciellen Vorfahren der betreffenden Pflanzen aufgefasst werden müssen, auf unmittelbare Anpassungen aber nicht zurückgeführt werden können. Von den zahlreichen hierher gehörigen und in den folgenden Kapiteln zu erwähnenden Fällen seien beispielsweise genannt: der Stammbau der Aurikeln (Primula auricula u. Verw.), welcher von dem anderer, in ihrer Anpassung nicht erheblich differirender Primeln so auffallend verschieden ist; der Holzkörper von Strychnos, Wintera, u. s. f. Beispiele dieser Art zeigen, wie vorsichtig man mit der Aufstellung und Benutzung anatomischer Charaktere für grössere Systemgruppen sein, wie man sich hüten muss, solche auf den Bau von ein Paar zufällig herausgegriffenen Arten zu gründen.

Das zahlreiche Vorkommen solcher exceptioneller Fälle macht die Reihe der vergleichend zu behandelnden Erscheinungen in hohem Grade verwickelt und vereitelt den naheliegenden Versuch, die einzelnen Abschnitte, welche von den Gewebearten und ihrer Vertheilung handeln, streng entweder nach differenten Anpassungsformen, oder nach den Abtheilungen des Systems zu ordnen. Ob dieser Versuch überhaupt einmal wird gelingen können, wird von den Resultaten fernerer Untersuchungen abhängen, welche sich über ganze Familien und Classen zu erstrecken haben, ausgedehnter und zumal alle in Betracht kommenden Fragen vollständiger berücksichtigend als bisher meistens geschehen ist. Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse bleibt auch für die Darstellung der anatomischen Eigenthümlichkeiten der nach natürlicher Verwandtschaft und nach directer Anpassung unterscheidbaren Gruppen der einzige einigermassen consequent durchführbare Gang der, von den Geweben und ihrer Anordnung auszugehen und die für die genannten beiderlei Gruppen gültigen Regeln und Ausnahmen jedesmal der allgemeinen Betrachtung jener einzuordnen

---

Erster Theil.

Die Gewebearten.

Capitel I.

Zellengewebe.

Allgemeine Vorbemerkungen.

§ 1. Die allgemeinen Eigenschaften der Zellengewebe sind durch diesen oben interpretirten Namen angegeben. Der Bau der Pflanzenzelle im allgemeinen ist hier als bekannt vorausgesetzt.

Die Arten der Zellengewebe sind die Epidermis mit ihren Einzelbestandtheilen, das Parenchym mit seinen Unterarten und der Kork.

Ihre Unterscheidung geschieht in erster Linie auf Grund des Baues, ferner nach der Gestalt, Anordnung, und gegenseitigen Verbindung der Zellen.

In früheren Perioden der Pflanzenanatomie wurde die Gestalt sowohl der Zellen, als auch der hier von ihnen ausgeschlossenen Gewebeelemente ausschliesslich oder ganz vorwiegend berücksichtigt und nach derselben zwei Haupt-Kategorien der Zellgewebe (oder der Gewebe überhaupt) unterschieden: Parenchym, parenchymatische Gewebe, mit annähernd isodiametrischen Zellen resp. Elementen (parenchymatische Zellen); und Prosenchym, Pleurenchym mit vorwiegend längsgestreckten Elementen, welche untereinander seitlich und mit schräg zugeschärften oder spindelig zugespitzten Enden verbunden sind (Prosenchymzellen). Unter den ersteren wurden dann je nach der Specialgestalt eine Menge Unterformen unterschieden, wie Merenchym, tafelförmiges, sternförmiges Parenchym u. s. w., deren detaillirte Aufzählung derzeit zwecklos wäre. [1])

Man kann die Namen zur Bezeichnung der Gestalten, wie vielfach geschieht, beibehalten; besser dürfte es jedoch sein, für diese rein anschauliche Bezeichnungen je nach Bedarf zu wählen und von diesem Gesichtspunkte aus die beiden hervorgehobenen Hauptkategorien der Gestaltung einerseits isodiametrische, andrerseits längsgestreckte oder Faserzellen zu nennen.

---

1) Vgl. Meyens Phytotomie und Mohl, Vegetat. Zelle, p. 16.

In Beziehung auf den Bau der Zellen kommt ausser den besonderen Erscheinungen, nach welchen die Unterscheidung in Nachstehendem getroffen werden soll, eine Verschiedenheit allgemein vor, welche die relative Massenentwicklung einerseits der Zellwände, andrerseits des Protoplasmakörpers und Inhalts betrifft. Auf der einen Seite also Zellen mit relativ dünner Wand und reich entwickeltem Protoplasmakörper und Inhalt, durch die Bestandtheile dieser beiden — Chlorophyll, Amylum, Zucker, Inulin etc. — als die specifischen Organe der Assimilation und des Stoffwechsels charakterisirt oder vorwiegend wässerigen Zellsaft führend. Andrerseits solche, deren Protoplasmakörper und Inhalt zu Gunsten der stark verdickten, in vielen Fällen auch verholzenden Membran zurücktritt, und welche hiernach, ohne die Eigenschaften typischer Zellen und die Betheiligung an den Assimilationsprocessen aufzugeben, an den mechanischen Leistungen, der Festigung der Theile, welchen sie angehören, augenscheinlich Antheil nehmen. Das »Collenchym« in der Rinde krautiger Pflanzen, die Scheiden der Gefässbündel vieler monocotyler Wurzeln sind Beispiele für letzteres Verhalten. Man kann hiernach zwei extreme Hauptformen des Baues unterscheiden und kurz mit den durch Gesagtes interpretirten Namen zart- und dickwandige Zellen bezeichnen. Insofern mit der Wandverdickung ein — im einzelnen noch genauer zu studirender — Verholzungsprocess und durch diesen eine Härtung der Wand eintritt, soll dieselbe im Folgenden mit dem Ausdruck Sklerose bezeichnet werden.

Die verschiedenen Grade der Wandverdickung sind nicht allgemein an eine bestimmte Zellform oder an eine der aus anderweitigen Gründen hier unterschiedenen Gewebearten gebunden; es gibt isodiametrische und Faserzellen mit zarter und mit sklerotischer Wand, sklerotische Parenchym-, Epidermis-, Korkzellen u. s. f. Es gibt aber auch, wie aus dem Angegebenen schon hervorgeht, keine scharfe Grenze zwischen den beiden Hauptformen, selbst wenn man absieht von der hervorzuhebenden Thatsache, dass die Sklerose die häufigste an Zellen eintretende Erscheinung nachträglicher Metamorphose ist.

In der überwiegenden Zahl der Fälle sind die Arten und Unterarten der Zellengewebe thatsächlich scharf von einander unterschieden und von diesen Fällen strenger Differenzirung und Arbeitstheilung hat die Betrachtung auszugehen. Da aber alle aus dem wesentlich gleichartigen Meristem hervorgehen und die Zelleigenschaften allen gemeinsam verbleiben, so treten auch Fälle minder vollständiger Differenzirung und Arbeitstheilung und Uebergangsformen auf, auf deren Vorkommen von vornherein hingewiesen werden muss, und welche der scharfen Sonderung in manchen Einzelfällen wohl für immer Schwierigkeiten machen.

Von den ungleichnamigen, aus Zellenmetamorphose hervorgegangenen Gewebearten sind die Zellengewebe ungeachtet des gemeinsamen Ursprungs meist ganz scharf unterschieden. Doch kommen auch hiervon zweierlei Ausnahmen vor. Erstlich lässt sich eine scharfe Grenze nicht überall ziehen zwischen sklerotischen Zellen und Sklerenchym, welches die Zellenqualität verloren hat. Schon die häufig an Zellen eintretende nachträgliche Sklerenchym-Metamorphose muss zu Uebergangsformen führen; und in praxi ist es oft unmöglich zu entscheiden, ob die Zellqualität besteht oder fehlt. In vielen Fällen stellt sich daher die Frage, ob eine Trennung des Sklerenchyms

von den Zellengeweben überhaupt zu versuchen und soweit möglich durchzuführen sei. Die zahlreichen Vorkommnisse scharfer Differenzirung entscheiden die Frage, wie ich glaube, bejahend.

Zweitens kommen Intermediärfälle vor zwischen Zellen und den Secretbehältern, insofern die als Sekrete bezeichneten Körper, welche letztere erfüllen, wie Kalkoxalat, Harzgemenge u. a., nicht selten auch als Bestandtheile des Inhalts typischer Zellen auftreten und diese, in dem Maasse als die Menge des Sekrets zunimmt, jenen Behältern ähnlich werden. Für die Beurtheilung jener Intermediärformen und die Durchführbarkeit der Trennung beider Gewebearten gelten dieselben Erwägungen wie für das Sklerenchym. Die Schwierigkeiten der practischen Unterscheidung sind übrigens hier weit geringer als bei diesem.

Abschnitt 1.

Epidermis.

§ 2. Epidermis, Oberhaut, heisst die durch die Cuticula bedeckte, diese erzeugende Zellschicht, welche die Oberfläche mehrschichtiger Pflanzenkörper vom Beginn der Gewebesonderung an zeitlebens oder bis zum Eintritt der sie ersetzenden Korkbildung bildet.

An den Stengeln und Blättern der Angiospermen ist die Epidermis schon von der ersten, wenigzelligen Embryoanlage an scharf gesondert; sie wird hier, so lange sie im Meristemzustande verbleibt, als Dermatogenschicht bezeichnet. Diese wächst, wie pag. 8 angegeben, mit dem Stamm, seinen Blättern und Aesten als einschichtiger, sie bekleidender Zellenmantel. Sie bleibt in den weitaus meisten Fällen zeitlebens eine mit Ausnahme der Haarbildungen einfache Zellenschicht. Bei relativ wenigen angiospermen Pflanzen treten Theilungen der jungen Epidermiszellen parallel der Oberfläche, und zwar alsdann in einem ziemlich späten Entwicklungsstadium ein, aus der einfachen Zellschicht werden also zwei bis mehrere. Dieselben nehmen im Wesentlichen übereinstimmenden Bau an und werden dann als mehrschichtige Epidermis bezeichnet.

Wo die Gliederung im Scheitelmeristem eine andere als die für den Stamm der Angiospermen charakteristische ist, nimmt eine durch successive Theilungen aus ihr mit anderen Schichten gemeinsamen Initialen hervorgegangene dauernd äusserste Meristemschicht die Eigenschaften der Epidermis an; bei den mit Scheitelzelle wachsenden Pflanzen bestimmte peripherische Theilungsproducte der Segmente, bei den Gymnospermen-Wurzeln die durch die Haubenabsonderung jedesmal blossgelegten Querabschnitte der successiven Periblemschichten u. s. f. vgl. oben, pag. 14. Von einer mehrschichtigen Epidermis in dem für Stamm und Blatt der Angiospermen geltenden Sinne kann in diesen Fällen nicht die Rede sein, weil die jene charakterisirenden genetischen Verhältnisse andere sind; jene Bezeichnung kann höchstens conventionell für — übrigens kaum vorkommende — Einzelfälle angewendet werden. In einzelnen besonderen Fällen geht auch bei Angiospermen die Epidermis aus anderen Anfängen als dem Dermatogen hervor. Die Löcher (und wohl auch Lacinien) in den

Blättern mancher Aroideen entstehen durch frühzeitiges Absterben circumskripter Stücke des jungen Blatts, die ursprüngliche Epidermis der Stücke stirbt mit ab[1]. Da der fertige Rand der Löcher von Epidermis bekleidet wird, muss diese hier von den innern Schichten des jungen Blattes her ergänzt werden, was übrigens noch näher zu untersuchen bleibt. Aehnliche, jedoch auch noch der Untersuchung bedürftige Verhältnisse mögen für die Ränder der Blattabschnitte bei den Palmen gelten, insofern diese Abschnitte durch Spaltung der continuirlichen jungen Lamina entstehen.[2] Bei ein- oder wenigschichtigen Theilen, wie den Blattflächen der Hymenophyllaceen[3] und Hydrilleen[4] ist die Differenzirung der Epidermis von dem Parenchym entweder null oder verwischt, man kann hier von Epidermis nur auf Grund des vorhandenen Cuticularüberzugs reden, oder, wie bei der zweischichtigen Blattlamina der Hydrilleen, auf Grund genetischer Verhältnisse. Auch bei vielschichtigen Theilen untergetauchter Wasserpflanzen tritt, wie später zu besprechen sein wird, die Differenzirung der Epidermis von dem Parenchym vielfach zurück.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist die Epidermis von den Zellen, welche sie umgiebt, scharf unterschieden.

1. Gliederung der Epidermis.

§ 3. Als Theile der Epidermis sind folgende Zellenarten oder -Gruppen zu unterscheiden.

1) Epidermiszellen, Oberhautzellen.

2) Spaltöffnungs-Poren-Schliesszellen, welche paarweise einen spaltenförmigen Intercellularraum einschliessen und mit diesem die Spaltöffnung bilden.

3) Haarbildungen (Trichome).

§ 4. Epidermiszellen katexochen werden diejenigen Zellen der Epidermis genannt, deren Seitenwände in lückenlosem Verbande untereinander und mit Spaltöffnungszellen stehen. Nur bei der wenig scharf differenzirten Epidermis der Blattbasis von Osmundaceen und Isoëtes (vgl. § 9) kommen Ausnahmen hiervon vor. Mit dem Ausdruck Seitenwände sind hier alle zur Oberfläche senkrecht stehenden gemeint. Mit Rücksicht auf die Längswachsthumsachse des Gliedes höchster Ordnung, welchem sie angehören, kann daher von oberer, unterer Seitenwand und seitlichen oder Flankenwänden geredet werden; in selbstverständlichem Gegensatz zu diesen von Aussen- und Innenwänden. Die zur Oberfläche senkrechte Richtung, in welcher die Seitenwände stehen, möge die Höhe der Zelle heissen, Länge und Breite in gleichem Sinne angewendet werden, wie für das ganze Organ höchster Ordnung, welchem sie angehören.

Gestalt der Epidermiszellen (vgl. die unten folgenden Fig. 10—20).

a. Einschichtige Epidermis. Die Gesammtform der Oberhautzellen

1) Vgl. Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. I, p. 37.

2) Vgl. Mohl, Verm. Schriften, p. 177.

3) Mettenius, Ueber d. Hymenophyllaceen in Abhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IX, 403.

4) Caspary, in Pringsheim's Jahrb. I. 49.

ist nach den Einzelfällen endlos mannigfaltig. In der Regel sind die beiden Flächendurchmesser gleich oder wenig verschieden bei langsam und nach 2 resp. 3 Dimensionen gleichmässig wachsenden Theilen, z. B. vielen Laubblattspreiten; der Längsdurchmesser vorwiegend entwickelt bei longitudinal gestreckten Organen, wie den meisten Stengeln, Wurzeln, schmalen linealen Blättern zumal der Monocotylen, auf den Nerven und Rippen auch wenig längsgestreckter Blätter. Selten tritt bei longitudinal gestreckten Theilen für die Epidermiszellen das Umgekehrte, nämlich vorwiegend quere Dehnung ein, wie z. B. auf den Blättern von Cycas, Encephalartos, Tradescantia crassula, Campelia, Dichorisandra [1], mancher Bromeliaceen (Pholidophyllum zonatum) und als Eigenthümlichkeit von Stengeln mit scharf abgesetzten Knoten wie Arceuthobium, Salicornia.

Der Höhendurchmesser ist in der Regel entweder erheblich kleiner als der grössere oder als beide Flächendurchmesser, die Zellen also von der Form flach auf der Oberfläche liegender Platten; oder er ist von allen Durchmessern der grösste, die Zellen daher auf die Oberfläche senkrecht gestellte Prismen; intermediäre Formen zwischen beiden genannten Extremen häufig genug. Die Seitenflächen sind eben und schneiden einander in scharfen Kanten, so dass die einzelne Zelle eckige Platten- oder Prismenform hat. In anderen, nicht minder häufigen Fällen sind sie wellig gekrümmt und gefaltet, wobei Ein- und Ausbuchtungen benachbarter Zellen genau ineinandergreifen. [2]

Der Grad der Wellung, oder undulirte und ebene Seitenwände können an den gleichnamigen Theilen einer und derselben Species, je nach der Anpassung an verschiedene umgebende Medien wechseln. Schon Meyen [3] deutet dieses (auch in anderen Beziehungen weiter zu verfolgende) Verhältniss, freilich etwas unbestimmt, für »eine grosse Menge Gentiana-Arten« an, bei welchen er die Zellen um so wellenförmiger fand, »je feuchter die Region der Atmosphäre war, in der die Pflanze gewachsen war«. Umgekehrt fand Askenasy [4]) bei Ranunculus aquatilis und divaricatus an der untergetauchten Form die Epidermiszellen des Blattlappens mit ebenen, an der Landform mit stark undulirten Seiten. Auch bei den amphibischen Blättern von Marsilia und Sagittaria [5]) kommen Unterschiede in der in Rede stehenden Beziehung vor.

Die Wellung erstreckt sich meistens gleichmässig über die ganze Höhe der Seitenwand, manchmal jedoch, z. B. bei Grasblättern, Equisetum, [6]) nur auf den Streifen längs der Aussenkante, während die innere Partie flach ist. Aussen- und Innenfläche der Epidermiszellen sind eben oder in verschiedenem Maasse convex; letzteres entweder in der ganzen Ausdehnung einer Zelle, oder an einer (z. B. Blatt von Aloe margaritifera) oder 2 bis mehreren (Equisetum hiemale) relativ kleinen circumscripten Stellen.

Andere als die innerhalb der angegebenen Grenzen möglichen Formen sind seltener, z. B. spindelförmig gestreckte auf den Blättern von Torreya, Cerato-

1) Kraus, Bau d. Cycadeenfiedern, Pringsh. Jahrb. IV, 318.
2) Treviranus, Verm. Schr. IV, 16, Meyen, Phytotomie p. 94.
3) Phytotomie p. 95.
4) Botan. Ztg. 1870, No. 13.
5) Hildebrand, ibid. No. 1.
6) Mohl, Verm. Schriften p. 262. Mettenius, Hymenophyllaceen p. 444.

zamia (Kraus l. c.); von den oft eigenartig gestalteten Nebenzellen im Umkreis der Spaltöffnungen und Haargebilde ist unten besonders zu reden.

Eine und dieselbe Epidermisfläche zeigt vielfach lauter annähernd gleichgestaltete Epidermiszellen — z. B. viele glatte Stengel. Weit häufiger aber finden sich auf der gleichen Fläche erhebliche Verschiedenheiten und zwar: α) nach dem Relief der Oberfläche und (vielfach hiermit im Zusammenhang) der Vertheilung der Spaltöffnungen und Haare; bei kantigen und riefigen Stengeln also nach den Kanten oder Riefen einerseits und den Flächen oder Furchen andrerseits; bei flachen Blättern und blattartigen Organen nach den Rippen oder Nerven und den Zwischenräumen zwischen diesen; es ist eine allgemeine Regel, dass hier die Epidermiszellen über Stiel und Rippen longitudinal gestreckt und geradseitig sind, zwischen Rippen aber die Form und Richtung vorwiegender Streckung vielfach ändern[1]; ferner nach Dornen, Stacheln, Zähnen u. s. w. Von den Blättern mit gruppenweise zusammen gestellten Spaltöffnungen (Begonia, Saxifraga sarmentosa) wird unten die Rede sein.

β) Unabhängig von Relief, Spaltöffnungs- und Haarvertheilung. In diese Kategorie gehört eine Anzahl sehr verschiedenartiger Einzelfälle. In den spaltöffnungsfreien Epidermisstreifen der Blätter und grünen Stengel der meisten Gramineen besteht die Epidermis aus Längsreihen von Zellen, von denen die einen langgestreckt sind, andere, mit letzteren ziemlich regelmässig abwechselnd, kurz, d. h. breiter oder höchstens so breit als lang. Die kurzen stehen zwischen 2 langen einzeln oder paarweise oder zu dreien übereinander; in den beiden letzteren Fällen findet wiederum vielfach die Ungleichheit statt, dass die obere, resp. mittlere von der oder den anderen durch Gestalt und Structur unterschieden ist.[2])

In den spaltöffnungsfreien, die peripherischen Faserbündel des Stengels und der Blätter der Cyperaceen bedeckenden Epidermisstreifen fand Duval-Jouve eine bis zwei Längsreihen der Epidermiszellen vor den übrigen ausgezeichnet durch weniger vorragende Aussenwand und dafür in Form eines stark verdickten Kegels tief nach innen vorspringende Innenwand.[3])

Die in der Epidermis zerstreuten Cystolithenzellen von Urticaceen und Acanthaceen (§ 21); die langgestreckten, schlauchförmigen, gerbstoffreichen zwischen den isodiametrisch-welligen Elementen zerstreut oder reihenweise stehenden Zellen, welche Engler[4]) in der Epidermis der Saxifraga Cymbalaria und ihrer Sectionsgenossen, und von Sedum spurium fand, die in der kleinzelligen Epidermis vereinzelten grossen Zellen des Blattes von Cymodocea nodosa und rotundata[5]) sind als weitere hierhergehörige Einzelfälle zu registriren. Sodann die »Interstitialstreifen« auf der Unterseite der

1) Vgl. Kraus, l. c. p. 309.

2) Vgl. Bot. Zeitung 1871, p. 149, Taf. I, Fig. 10, 11 (Coix) 12 (Sorghum). Pfitzer, Pringsh. Jahrb. VII, 555. Hier Angaben der ältern Beschreibungen, resp. der Entdeckung durch Treviranus (Verm. Schr. II) und Meyen (Phytotomie p. 312, Taf. III, 2, 3).

3) Duval-Jouve, in Mém. de l'acad. de Montpellier, 1872, p. 227. Die Erscheinung fand sich bei allen untersuchten Arten der Familie, aus den Genera Cladium, Rhynchospora, Fuirena Eriophorum, Schoenus, Scirpus, Galilea, Cyperus, Carex, Kyllingia, Hypolytrum, Diplasia

4) Botan. Zeitg. 1871, 886.

5) Magnus, Botan. Zeitg. 1871, 210.

Lamina zwischen den Nerven der Schwimmblätter, wo nicht aller, doch der meisten Marsilia-Arten[1]). Sie bestehen aus meist 3—5 Reihen Oberhautzellen, welche sich von den gewöhnlichen, mit undulirten farblosen Wänden versehenen durch gestrecktere Form, geringere Grösse, intensiv goldbraune Farbe der Wand und homogenen flüssigen Inhalt auszeichnen. Manche unten, bei den Drüsen und Haaren zu besprechende Erscheinungen schliessen sich hier unmittelbar an.

b. Mehrschichtige Epidermis[2]) kommt am einfachsten in der Form zu Stande, dass sich jede ursprüngliche Epidermiszelle durch eine oder mehr als eine tangentiale Wand theilt in Kammern, welche genau auf einander passen. In manchen Fällen betrifft solches Verhalten, man kann fast sagen zufällig, einzelne Zellen, deren im übrigen gleiche Nachbarinnen ungetheilt bleiben, wie z. B. in dem unten, Fig. 29, abgebildeten Falle von Klopstockia, dem von Pfitzer angeführten Blatte von Tradescantia zebrina; oder getheilte und ungetheilte, resp. ein- und mehrschichtige stehen in ungefähr gleicher Menge neben einander, wie bei der Blattunterseite von Passerina ericoides, den von Pfitzer angeführten Beispielen des Blattes von Pittosporum Tobira, undulatum, des Stammes von Elegia nuda, Ephedra altissima, monostachya. Zwei mit ihren Zellen auf einander passende Schichten (abgesehen von vereinzelten einschichtig, ungetheilt bleibenden Zellen) hat die Blattoberseite von Arbutus Unedo, 2—3 die von Begonia manicata (Pfitzer l. c.), 2 der Stamm von B. tomentosa[3]), 2 der von Peperomia blanda[4]). Bei den Familien, welchen die 3 letztgenannten Pflanzen angehören, den Piperaceen und Begoniaceen, ferner vielen Ficusarten (Fig. 18) kommt an den Blättern eine weit mächtiger und complicirter getheilte und entwickelte mehrschichtige Epidermis zur Ausbildung.

Für Begonia sanguinea, ricinifolia, peltata gibt Pfitzer eine 4—5 schichtige Oberhaut an, während die von B. Drègei und Fischeri an Blatt und Stamm einfach, bei B. Drègei dafür sehr grosszellig ist. Der Blattstiel von B. manicata hat einfache Epidermis, mit nur vereinzelten tangential getheilten Zellen; die Lamina oben 2—3 mit ihren Zellen auf einander passende Schichten, deren innere bedeutend höher ist als die äussere; auf der Unterfläche Pfitzer l. c. Taf. VI, 9) 2 Schichten, die Zellen der inneren mehr als doppelt so hoch und breit als die der äusseren — letzteres in Folge davon, dass nach der beide Schichten sondernden Flächentheilung in der äusseren weitere radiale Theilung, in der inneren nur Wachsthum der Zellen ohne Theilung stattfindet.

Unter den Piperaceen ist die Blattoberseite sämmtlicher darauf untersuchter Peperomien,[5]) P. pellucida, magnoliifolia, blanda, pereskiifolia, rubella, galioides, polystachya, incana, arifolia, obtusifolia, argyracea mit mehrschichtiger Epidermis versehen, während die der Unterseite einschichtig ist. Bei P. arifolia hat sie meist nur 2, bei anderen, z. B. P. blanda, 2—4, bei P. incana 7—8, bei P. pereskiifolia 15—16 Schichten. Die hohe Schichtenzahl und, auch bei geringerer, die beträchtliche Zellengrösse in den inneren Schichten gibt der in Rede stehenden Epidermis eine gewaltige Mächtigkeit, so dass sie schon bei P. incana dicker ist als die ganze übrige Masse des dickfleischigen Blattes, bei P. magnoliifolia, rubella die übrige Blattsubstanz mehrfach, bei P. pereskiifolia bis siebenmal an Dicke übertrifft.

---

1) A. Braun, Monatsber. d. Berl. Acad. 1870, p. 671.
2) Treviranus, Verm. Schriften, IV, p. 11. Pfitzer, in Pringsh. Jahrb. VIII, p. 16. Taf. VI.
3) Hildebrand, Unters. über d. Stämme d. Begoniaceen p. 20, Taf. IV, 4.
4) Sanio, Bot. Zeitung 1864, p. 213.
5) Treviranus, Verm. Schr. IV, 11, Physiol. I. 449. Pfitzer, l. c. p. 26.

Je nach den Species halten Zelltheilung und Wachsthum in allen Schichten entweder gleichen Schritt, so dass alle mit ihren Zellen auf einander passen: so meist bei den zweischichtigen, aber auch bei der vielschichtigen P. pereskiifolia, wo nur die äusserste Schicht in Folge zur Fläche senkrechter Theilungen kleinzelliger und anders geordnet ist als die zahlreichen inneren (Pfitzer l. c. Taf. VI, 1); oder (z. B. P. incana) die äusseren Schichten werden durch zahlreiche zur Oberfläche senkrechte Theilungen kleinzelliger als die inneren und die Anordnung der Zellen in die successiven Schichten weniger übereinstimmend. —

Von anderen Piperaceen fand Treviranus bei Chavica maculata, Payen bei Artanthe colubrina Miq. die Epidermis der Blatt-Oberseite 2schichtig.

Aehnlich wie bei den Peperomien geht die mehrschichtige Epidermis beider Blattflächen vieler Ficusarten aus der Theilung einer ursprünglich einfachen Schicht hervor, als eine von der innersten zur äussersten Schicht hin kleinzelliger werdende Lage.

Sie ist beschrieben für F. bengalensis[1]) elastica, ulmifolia, pectinata, ferruginea, Carica, laurifolia, Neumanni, nymphaeifolia, australis, lutescens, salicifolia[2]). Ihre Mächtigkeit ist nach Species verschieden und durchschnittlich auf der unteren Blattfläche geringer als auf der obern. Einzelne der ursprünglichen Epidermiszellen bleiben ungetheilt und wachsen zu den sackförmigen, tief ins innere Blattgewebe ragenden Cystolithenzellen (§ 21) heran. Ficus lutescens und F. ulmifolia haben an der Blattoberseite eine zwei- bis dreischichtige, an der Unterseite nur einschichtige Epidermis (Schacht, l. c. p. 142, Fig. 10.

Mehrschichtige Epidermis ist ferner von Nicolai[3]) und Pfitzer (l. c.) bei den Wurzeln von Crinum bracteatum und C. americanum beschrieben worden.

Sie kommt endlich, nahe verwandt mit Haarbildungen, an manchen unten zu beschreibenden Drüsenflecken, z. B. bei Passiflora, auf den Enden der Blattzähne von Droseru. s. w. vor. Vgl. § 18, 20.

§ 5. Spaltöffnungen (vgl. Fig. 10—18).

Zwischen den Epidermiszellen liegen in bestimmter Vertheilung Paare von Zellen, welche an den einander zugekehrten Seiten concav sind und zwischen diesen eine Spalte offen lassen. Die Spalte geht durch die ganze Höhe der Epidermis, eine offene Communication bildend zwischen dem umgebenden Medium und einem an ihrer Innenseite vorhandenen, Athemhöhle[4]) genannten Intercellularraum. Der aus dem Zellpaar mit der Spalte bestehende Apparat wird Spaltöffnung, Porus, Stoma[5]), die die Spalte begrenzenden Zellen Spaltöffnungs-, Porenzellen, Schliesszellen genannt.

Die Gesammtform der fertigen Spaltöffnung ist in der Flächenansicht (bei mittlerer Turgescenz) meist ohngefähr elliptisch; selten relativ schmal-, meist breit-elliptisch (in 162 von 174 untersuchten Fällen nach Weiss); selten ferner annähernd kreisrund[6]), die speciellen Formen je nach Species endlos mannig-

---

1) Treviranus, Verm. Schr. IV, 11 (1821).

2) Meyen, Phytotomie, p. 311, Müller's Archiv 1839, p. 264. — Payen, Mém. présent. à l'acad. d. sciences T. IX. — Schacht, Abhandl. Senckenb. Gesellsch. I. — Unger, Anatomie u. Physiol. p. 190. — Hofmeister, Pflanzenzelle p. 180. — Weddell, Ann. sc. nat. IV. Ser. T. II p. 271. Pfitzer, l. c. p. 25.

3) Schriften der Physic. Oecon. Gesellsch. z. Königsberg VI, p. 73.

4) Unger, Exantheme d. Pfl. p. 43.

5) Spaltöffnungen: Sprengel, Anleitg. z. Kenntniss d. Gewächse; Bau und Natur d. Gewächse p. 180. Poren: Hedwig, Zerstr. Abhandl. p. 116, Rudolphi, Moldenhawer. Stomata: De Candolle, Organograph. végétale, I, 78. Stomatia, Link, Grundlehren, p. 181. Der später von Link und von Meyen wieder aufgenommene Name Hautdrüsen, hat kaum mehr historisches Interesse. — Geschichtliches über diese seit Malpighi und Grew (Anat. of pl. Tab. XLVIII) vielbesprochenen Theile vgl. bei Treviranus, Physiol. I, 462. Meyen. Phytotomie, p. 97, Pflanzenphysiol. I, 271.

6) Details vgl. b. A. Weiss, in Pringsheim's Jahrb. IV, p. 123 ff.

faltig. Eine ausgezeichnete Ausnahme von der Regel bilden die unregelmässig drei- bis viereckigen bei Salvinia und Azolla [1]. Jede Schliesszelle entspricht einer (bei der gewöhnlichen Ellipsengestalt Längs-) Hälfte der Gesammtform, beide sind, bei mittlerer Turgescenz, halbmondförmig oder wurstförmig gekrümmt, mit den Enden lückenlos vereinigt, mit diesen und der convexen Seite lückenlos zwischen die umgebenden Epidermiszellen eingefügt, die concaven Seiten sind gegen einander gekehrt und begrenzen die Spalte, diese ist in den gewöhnlichen Fällen in der Richtung der Scheidewand gestreckt, mit welcher die Enden der Schliesszellen zusammenstossen; bei Azolla dagegen (Strasburger l. c.) rechtwinklig zu dieser Richtung. Der Querschnitt der Schliesszelle (Fig. 10, 11) ist im Allgemeinen rund oder von der Form einer gegen die Spalte

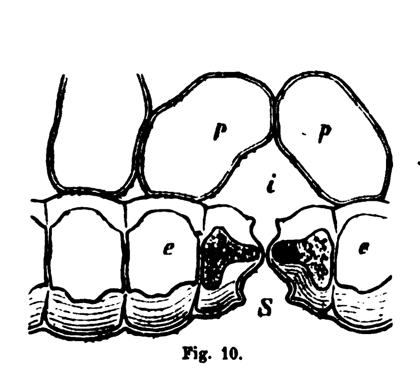


Fig. 10.

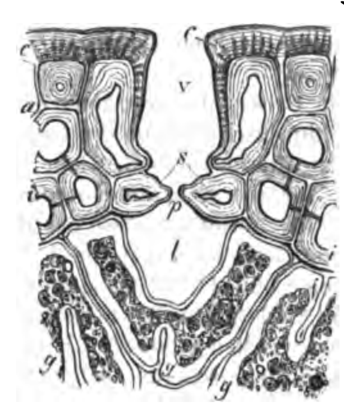


Fig. 11.

verschiedentlich geneigten Ellipse oder stumpfeckig; er hat meist an den vereinigten Enden der Zelle andere Form und dabei grössere Durchmesser als längs der Spalte. Z. B. Persoonia myrtilloides u. a. Proteaceen [2], Cycas [3] Psilotum, Equisetum, Coniferen, Restiaceen, Gräser, Calycanthus [4], Scirpus, Iris etc. Längs der Spalte, aber in einiger Entfernung von derselben, laufen in den meisten Fällen an jeder Schliesszelle 2 leistenförmige Vorsprünge (der Membran angehörend, s. § 14), einer auf der Aussen-, der andere auf der Innenfläche, an den Enden der Spalte die gleichnamigen continuirlich verbunden. Die Leisten sind an ihrer gegen die Spalte sehenden Seite rinnenförmig concav, an der andern convex, an dem freien Rand scharf, auf dem Querschnitt also von der

Fig. 10. Hyacinthus orientalis, Blatt, Querschnitt, *e*—*e* Epidermiszellen. *s* Eingang der in der Mitte quer durchschnittenen Spaltöffnung, *i* Athemhöhle, zwischen den Parenchymzellen *p* (800). Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 11. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster. *s* Schliesszellen, *p* Durchgang der Spaltöffnung. *v* die durch die Spaltöffnung innen begrenzte Grube. *c* Cuticularschichten. *a* Grenzlamellen zwischen den Epidermis- und den hypodermen Sklerenchymzellen. *g* Chlorophyllparenchym (800). — Aus Sachs, Lehrb.

---

1) Vgl. Strasburger, Pringsheim's Jahrb. V, Taf. 36. Idem, über Azolla, Taf. III.
2) Mohl, Verm. Schr. 248.
3) Kraus, l. c. 320.
4) Pfitzer, l. c.

Form spitzer Zähnchen. Die äussere Mündung, der Eingang, und die innere, der Ausgang der Spalte, sind also durch die scharfen Ränder der Leisten begrenzt; von dem Rande des Eingangs gelangt man in den zwischen den rinnigen Flächen sich erweiternden Vorhof, von dem Ausgang in den ähnlich gestalteten, meist viel kleineren Hinterhof, von dem Vorhof zum Hinterhof führt, zwischen den einander am meisten genäherten, meist den breitesten Stellen des Schliesszellenquerschnittes hindurch, der gegen beide Höfe sich erweiternde Spaltendurchgang[1]). Die Aus- und Eingangsleisten sind in Gestalt und Grösse äusserst verschieden (s. § 14), nicht selten sehr klein, zumal die Ausgangsleiste, und daher leicht zu übersehen. Selten fehlen beide oder die Ausgangsleiste wirklich. Letztere allein z. B. bei Elymus arenarius, Bromelia Caratas, Hakea saligna, ceratophylla, Banksia sp.; beide bei den meisten darauf untersuchten Coniferen[2]) (Fig. 11), Cycadeen[3]), Ephedra, Psilotum, Azolla[4]).

Die Grösse der fertigen, erwachsenen Spaltöffnungen ist meist geringer als die durchschnittliche der zugehörigen Epidermiszellen, manchmal im Vergleich zu diesen äusserst klein, z. B. Salvinia; auf einer Fläche, z. B. Blattfläche, für die Mehrzahl mit unwesentlichen Schwankungen durchschnittlich gleich. Die absolute Grösse des Raumes, welchen sie in der Epidermisfläche einnimmt, liegt nach den von A. Weiss[5]) an 150 Pflanzen gemachten Messungen zwischen 0,00011 mm□ (Amarantus caudatus; Länge und Breite = 0,016 mm) und 0,00459 mm□ (Amaryllis formosissima, Länge 0,074, Breite 0,079 mm), bei den meisten zwischen 0,0002 mm□ und 0,0008 mm□. Die Grösse der offenen Spalte steht dem Augenscheine nach zu der des ganzen Apparats in ohngefähr gleichem Verhältniss, genaue Messungen derselben liegen nur für wenige Fälle vor.

Die Grösse und Form der Spalte sowohl als des Schliesszellenapparats wechseln in den regulären Fällen an derselben Spaltöffnung mit der nach Wasserzufuhr, Wärme- und Lichteinwirkung wechselnden Turgescenz und Membranspannung der Schliesszellen selbst und der umgebenden Epidermis. Die Krümmung der Spaltenseite jener und somit die Oeffnung der Spalte kann für jeden Einzelfall bis zu einem bestimmten Maximum zunehmen und andrerseits bis zum völligen festen Verschluss der Spalte abnehmen. Mit dieser Krümmungsänderung sind Aenderungen in der Gesammtform der Schliesszellen jeweils verbunden. Nach v. Mohl bewirkt Insolation und Wasserzufuhr, nach N. Müller Wärme und Wasserzufuhr die Erweiterung der Spalte.[6]) Die sehr grossen Stomata von Lilium Martagon, candidum, bulbiferum erweitern die Spalte, nach Mohl, auf eine Breite von $^1/_{170}$ mm bis $^1/_{124}$ mm am unverletzten

---

1) »Eigentliche Spaltöffnung«, v. Mohl, Bot. Zeitg. 1856, p. 697, Taf. XIII. Hier die Klarlegung der Sache. Viele gute Abbildungen bei Strasburger, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte d. Spaltöffnungen, Pringsh. Jahrb. V, p. 297. Taf. 35—42.

2) Hildebrand, Bot. Ztg. 1860, Taf. IV. Strasburger, l. c. Fig. 145.

3) Kraus, l. c. Strasburger, Fig. 148.

4) Strasburger, Ueber Azolla, Taf. III.

5) Pringsheim's Jahrb. IV.

6) Vgl. über den hier nicht zu erörternden und noch immer nicht ganz aufgeklärten Mechanismus die grundlegende Arbeit von Mohl, Botan. Zeitg. 1856, p. 697; Sachs, Band IV. dieses Handb. p. 235. N. Müller in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 75.

Blatte, an den Rändern abgelöster Epidermisstücke auf $^1/_{38}$ mm; am unverletzten Blatte von Zea Mais auf $^1/_{178}$ mm; an der abgelösten Epidermis von Amaryllis formosissima auf $^1/_{28}$ mm. Die Spalte bleibt hierbei stets mindestens 6- bis 7mal länger als breit. Unger[1]) gibt die Grösse der offenen Spalte für Agapanthus umbellatus auf 0,000047 mm□, für Ajuga genevensis auf 0,0000137 mm□ an.

Weit beträchtlichere Dimensionen nehmen manche der unten (§ 8) zu beschreibenden Wasserspalten, sowie die Stomata auf dem Blatte der Kaulfussien an. Letztere sind schon dem blossen Auge sichtbar als runde Löcher, die übrigens von einem anscheinend des Krümmungswechsels unfähigen Schliesszellpaare umgeben werden.

Die absolute Höhe der Schliesszellen bedarf nach dem bisher Gesagten keiner Besprechung. Im Vergleich mit den Epidermiszellen oder der mehrschichtigen Epidermis der nämlichen Fläche ist die Höhe der Schliesszellen meist gering, oft sehr klein, höchstens sind sie jenen gleich hoch (z. B. Hyacinthus orientalis[2]), Lilium candidum[3]), Helleborus niger, Fuchsia[4]) (Fig. 10). Die Lage der Spaltöffnungen zur Epidermisaussenfläche steht zu diesen Differenzen in nächster Beziehung. Bei gleicher Höhe der Schliess- und Epidermiszellen liegen die Aussenflächen beider annähernd in derselben Ebene. Bei ungleicher Höhe findet das Nämliche statt in einer Reihe von Fällen; die unter der Spaltöffnung gelegene Athemhöhle wird zunächst von den Seitenwänden der benachbarten Epidermiszellen begrenzt. Z. B. Blätter von Orchis latifolia (v. Mohl l. c.), die sehr grosszellige Blattepidermis von Commelineen (Strasburger l. c. Fig. 150), Claytonia perfoliata (l. c. Fig. 120) und viele andere.

Häufiger liegen bei ungleicher Höhe die Schliesszellen so, dass ihre Innenwände mit denen der Epidermiszellen annähernd in dieselbe Ebene fallen (vgl. Fig. 11, 18 u. a.). Sie bilden daher den Boden eines Grübchens, durch welches man von aussen zum Spalteneingang gelangt und welches, von den benachbarten Epidermiszellen rings umgrenzt, an seinem Aussenrande nicht selten durch Vorsprünge letzterer bis zu beträchtlicher Verengerung überwölbt wird. So bei der Mehrzahl derbhäutiger Blätter und grüner Stengel: Blatt von Polypodium Lingua[5]), Equiseta cryptopora (vgl. unsere Fig. 23, Sanio, Linnaea 29,385 Taf. III, Milde, Monographia Equisetor.), Coniferen[6]), Cycadeen (Kraus l. c.), Monocotyledonen, wie Aloë[7]), Agave[8]), Dasylirion, Hechtia[9]), Iris[10]), Allium, Orchideen etc., und Dicotyledonen, wie Ficus elastica[11]), australis, Proteaceen[12]), Nelumbium[13]), Dianthus Caryophyllus und viele andere.

1) Anat. u. Physiol., p. 334. 2) Strasburger, l. c. Fig. 14. 3) Mohl, l. c. Fig. 6.

4) Unger, Anat. u. Physiol. p. 190.

5) Rauter, Entw. d. Spaltöffn. von Aneimia u. Niphobolus. Mittheil. d. naturwiss. Vereins f. Steiermark, Bd. II, Heft 2 (1870).

6) Hildebrand, Bot. Ztg. 1860, Taf. IV.

7) Schacht, Lehrb. Taf. III, 24. Strasburger l. c. Fig. 114, 115.

8) Moldenhawer, Beitr. p. 103. Oudemans, Comptes rend. Acad. roy. Amsterdam Vol. XIV (1862).

9) Schacht, l. c. Taf. IV, 9, 12. Unger, Anat. u. Physiol. p. 192.

10) Unger, l. c. p. 191. Mohl, Verm. Schr. Taf. VIII.

11) Strasburger, l. c. Fig. 133.

12) v. Mohl, Ueber d. Spaltöffn. d. Proteaceen. N. Act. Acad. Leopold. XVI, II u. Verm. Schriften p. 245, Taf. VII, VIII.

13) Schleiden, Grundzüge 3. Aufl. I, p. 278.

Unabhängig von dem in Rede stehenden Höhenverhältniss kommt endlich der Fall vor, dass die umgebenden Epidermiszellen derart gegen die Spaltöffnung gedrängt sind, dass diese mehr oder minder weit über die Epidermis-Aussenfläche ins Freie ragt. Z. B. Blätter von Chrysodium vulgare[1], Aneimia Phyllitidis, hirta[2]), Pholidophyllum zonatum (Fig. 12, 16), Nerium Oleander, vielen Proteaceen[3]), Helleborus foetidus[4]), Rhinanthus, Primula-Arten, vielen Labiaten, Pyrethrum inodorum etc.

Aus diesen leicht zu vermehrenden Beispielen ergibt sich, dass die oberflächliche Lage der Stomata für krautige, minder derbhäutige, die tiefe für lederartige, succulente, derbhäutige Theile zwar Regel, aber keineswegs ausnahmslose ist, und dass ferner sonst ähnlich beschaffene, gleichnamige Theile von Pflanzen derselben Familie, wie die derben Blätter von Proteaceen und Bromeliaceen die extremsten Verschiedenheiten zeigen können. Als instructives

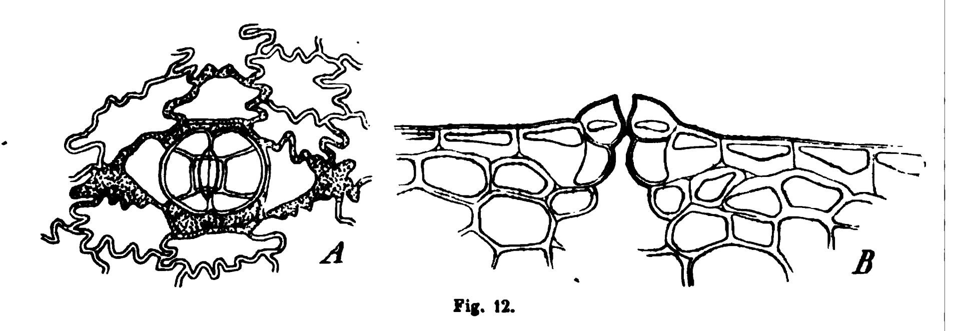


Fig. 12.

Beispiel seien hier noch genannt die zarthäutigen Blätter von Salvinia natans, deren kleine Stomata etwa in der halben Höhe der 8—9 mal höheren Epidermiszellen eingefügt sind[5]).

Es ist selbstverständlich, dass die Seitenwand einer Epidermiszelle, soweit sie an eine Porenzelle grenzt, eine wenn auch in manchen Fällen geringe Gestalt- und Richtungsverschiedenheit von den nicht an Spaltöffnungen grenzenden Seitenwänden zeigen muss. Die Höhenverhältnisse der Grenzfläche ergeben sich aus dem oben Gesagten. Die Grenzfläche ist in der einen Reihe von Fällen annähernd eben und zur Oberfläche senkrecht gestellt oder schräg gegen diese geneigt, und zwar so, dass sie mit der gleichnamigen auf der andern Seite der Spaltöffnung nach der Innenfläche zu convergirt; beides bei oberflächlich liegenden, letzteres besonders bei den nach aussen vortretenden Stomata. Doch kommen auch in tiefen Gruben sitzende Stomata vor, welche mit ebener, radial

Fig. 12. Pholidophyllum zonatum, erwachsenes Blatt, Unterfläche. A Flächenansicht eines Epidermisstückes mit einer Spaltöffnung und ihren Nebenzellen. B Querschnitt, mitten durch eine Spaltöffnung; Schliesszellen durch die unter sie geschobenen seitlichen Nebenzellen nach Aussen gedrängt (390).

1) Strasburger, l. c. Fig. 47, 48.
2) l. c. Fig. 50, 57.
3) v. Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen l. c.
4) v. Mohl, l. c. Fig. 20, 21.
5) Strasburger, l. c. Taf. XXXVI, Fig. 29, 30.

senkrechter Fläche an ihre Nebenzellen grenzen[1]. In anderen Fällen ist die Grenzfläche gegen die Spaltöffnung hin concav und die Schliesszellen mit ihrer convexen Seite der Aushöhlung eingepasst, daher mehr oder minder vollständig von ihren Nachbarinnen umfasst. Hiermit ist wohl immer eine, wenn auch geringe Einsenkung der Spaltöffnung unter die Aussenfläche verbunden: Iris, Amaryllis formosissima[2], Gramineen etc. etc. Bei tiefer eingesenkten Stomata (vgl. die oben genannten Beispiele), auch bei Iris und ähnlichen Fällen kommt häufig hinzu, dass die Grenzflächen schräg gegen die Aussenfläche geneigt sind, so zwar, dass sie zu beiden Seiten der Spaltöffnung nach innen zu divergiren. Die Schliesszellen kommen dann grossentheils an die Innenseite ihrer Nachbarinnen zu liegen (Vgl. unten Fig. 24, Equisetum).

Abgesehen von den soeben besprochenen Grenzflächen gegen die Spaltöffnungen sind die Nachbarzellen dieser in vielen Fällen den übrigen, nicht an Stomata grenzenden Epidermiszellen der nämlichen Fläche im Wesentlichen gleich gestaltet; z. B. Lilium, Orchis[3], Hyacinthus, Helleborus, Paeonia, Vicia Faba, Sambucus nigra, viele Filices, Salvinia und viele andere aus den verschiedensten Familien[4]. Bei einer grossen Zahl von Epidermen, zumal der Laubblätter, ist aber andrerseits jede Spaltöffnung begrenzt von einer oder 2 oder mehreren Epidermiszellen, welche von den übrigen, nicht an Stomata grenzenden in Form und Grösse verschieden, den Schliesszellen selbst nicht selten ähnlich sind. Diese eigenartigen Nachbarzellen der Stomata werden ihre N e b e n - zellen, N e b e n p o r e n z e l l e n[5] genannt.

Ihre Flächengestalt ist im Allgemeinen intermediär zwischen den Schliesszellen und den Epidermiszellen, oder den ersteren ganz ähnlich. In letzterem Falle ist die Stellung so, dass jede Schliesszelle an ihrer ganzen convexen Seite von einer Nebenzelle umfasst wird, die Spaltöffnung daher umgeben erscheint von zwei Zellpaaren, einem die Spalte begrenzenden und einem peripherischen (z. B. Gramineen, Proteaceen und die anderen unten zu nennenden Beispiele von 2 seitlichen Nebenzellen); manchmal selbst von drei Zellpaaren, indem das erste Nebenzellpaar von einem zweiten ähnlichen umfasst wird (Hakea ceratophylla, saligna u. a.[6]).

Ist eine Höhendifferenz zwischen Schliesszellen und Epidermis vorhanden, so verhalten sich auch in dieser Hinsicht die Nebenzellen vielfach intermediär; bei erheblicher Höhendifferenz sind sie an Höhe den Schliesszellen gleich oder wenig höher und mit diesen entweder in der Aussenfläche oder im Boden des Grübchens eingefügt. Selten sind die Nebenzellen beträchtlich höher als die Epidermiszellen; so bei Scitamineen (Strelitzia ovata, Heliconia farinosa, s. Bot. Ztg. 1871, Taf. I, und unsere Fig. 28 *B*, wo sie die Spaltöffnung mit Epidermis und Hypoderma verbinden.

---

1) Restio diffusus, fasciculatus, Pfitzer in Pringsheim's Jahrb. VII, Taf. 27, Fig. 1, 5.
2) v. Mohl, Botan. Ztg. 1856, Taf. XIII, Fig. 2, 4.
3) v. Mohl, Bot. Ztg. 1856.
4) Vgl. Strasburger, l. c.
5) Cellulae laterales, H. Krocker, de pl. epidermide. Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VII, 536. Vgl. auch Botan. Zeitg. 1871, p. 133. — Hülfsporenzellen Strasburger, l. c.
6) v. Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen, l. c. Strasburger, l. c.

Die Anordnung der Nebenzellen wird am übersichtlichsten dargestellt in Verbindun mit ihrer und der Spaltöffnungen Entwicklungsgeschichte; diese soll daher hier gegeb werden.

Die Spaltöffnung selbst entsteht durch Zweitheilung einer der Epidermis angehörend Zelle, welche ihre Mutterzelle[1]) heissen möge. Die beiden Theilungsproducte sind di Schliesszellen; indem sie, wie unten zu beschreiben sein wird, auseinanderweichen, ent steht zwischen ihnen die Spalte.

Die Bildung der Spaltöffnungen findet in der Epidermis zu Ende ihres meristematische (Dermatogen-) Stadiums statt, auch für nächst benachbarte nicht ganz gleichzeitig dass man die verschiedensten Entwicklungszustände dicht bei- und durcheinander treffen kann.

Die Anlegung der Spaltöffnungen beginnt damit, dass sich die bisher annähernd glei artigen polyedrischen, in longitudinale Reihen oder regellos gestellten Zellen des dermat genen Meristems, und zwar entweder alle oder die meisten, oder nur einzelne derselb theilen in zwei ungleichartige Tochterzellen. Die eine von diesen wird Anfangszell (Initiale) der Spaltöffnung, die andere Epidermiszelle. Wo die dermatogenen Zell Reihen bilden, ist es der Regel nach[2]) immer das scheitel- oder randsichtige Stück de selben, welches zur Anfangszelle wird. Ausnahmen hiervon sind nur unter den Abnorm täten oder Missbildungen bekannt, welche als Zwillingsspaltöffnungen unten erwähnt werd sollen. Wo die reihenweise Anordnung der Dermatogenzellen fehlt, ist auch die Orientiru der Anfangszellen unbestimmt.

Die Wand, welche die Anfangszelle abgrenzt, steht zur Epidermisfläche rechtwinkl oder ursprünglich nur wenig geneigt; sie ist entweder als ebene (Quer-) Wand zwischen zw Seitenwänden der sie bildenden Dermatogenzelle ausgespannt; oder sie ist in der Flächen ansicht bogig, bis U-förmig gekrümmt und mit ihren beiden Enden alsdann entweder ein oder zwei Seitenflächen benachbarter Epidermiszellen angesetzt; oder (wie bei Anemi Regel) sie hat die Gestalt eines geschlossenen Ringes, welcher mit keiner Seitenwand Berührung steht. In dem letzten Falle wird die Anfangszelle seitlich rings umgeben v einer ringförmigen, in dem vorletzten von einer mehr oder weniger hufeisenförmigen Zell

In dem weiteren Wachsthum treten nun folgende drei Hauptfälle ein:

1) Die Anfangszelle ist direct Mutterzelle der Spaltöffnung und die Epidermiszell theilen sich nicht weiter. So z. B. Iris, Hyacinthus, Orchis, Sambucus nigra, Ruta g veolens, Salvinia natans, Selaginella denticulata, Asplenium furcatum; Silene inflata, Chry sodium vulgare, die zwei letzteren mit U-förmiger, die anderen mit planer Trennung wand[3]); ferner Aneimia mit der Regel nach ringförmiger Wand.

2) Die Anfangszelle ist direct Mutterzelle der Spaltöffnung. Bald nach ihrer Abgre zung wird längs ihrer Seiten je ein (schmales) Stück der benachbarten Epidermiszell durch eine jenen Seiten ohngefähr gleichlaufende Wand als Nebenzelle abgeschnitten, un zwar findet dies statt

a) einmal in jeder der angrenzenden Zellen; deren sind 4, zwei die Enden und je e die Flanken der Spaltöffnung begrenzend, es finden sich daher 4 dem entsprechend geste Nebenzellen: Tradescantia[4])-, Commelina-Arten (Fig. 13), Pothos crassinervia (meist Pholidophyllum (s. Fig. 12), Heliconia farinosa[5]), Araucaria imbricata[6]); oder 5 und mehr: Ficus elastica (4—5) Coniferen[6]), Cycas etc., auch wohl Strelitzia (Fig. 28, *A*.).

b) einmal in jeder einer Flanke angrenzenden Zelle, so dass die Spaltöffnung jed seits von einer den Schliesszellen ähnlichen Nebenzelle umfasst wird. So bei (wohl all

---

1) Specialmutterzelle, Strasburger, l. c.

2) Strasburger, l. c. Pfitzer, l. c.

3) Vgl. Strasburger, l. c.

4) Strasburger, l. c. Moldenhawer, Beitr. p. 94, Tab. V. Meyen, Physiol. Tab. V. Phy totomie Tab. III, 4, 5. Schleiden, Grundz. 3. Aufl I, p. 277.

5) Botan. Ztg. 1871, Taf. 1.

6) Strasburger, l. c. Hildebrand, Bot. Ztg. 1860, Taf. IV.

Gramina[1]) und den Laubtheilen anderer grasartiger Pflanzen (Carex, Cyperus, Scirpus, Juncus lamprocarpus, effusus, Luzula maxima), Stanhopea, Aloe soccotrina, nigricans, Musa Sapientum[2], Claytonia perfoliata, Proteaceen (Protea[3]) Grevillea robusta 2), Lomatia longifolia u. a),

c) durch abermalige Theilung der nach a) und b) abgegliederten Nebenzellen entsteht in manchen Fällen ein Doppelgürtel oder jederseits ein Paar concentrischer Nebenzellen.

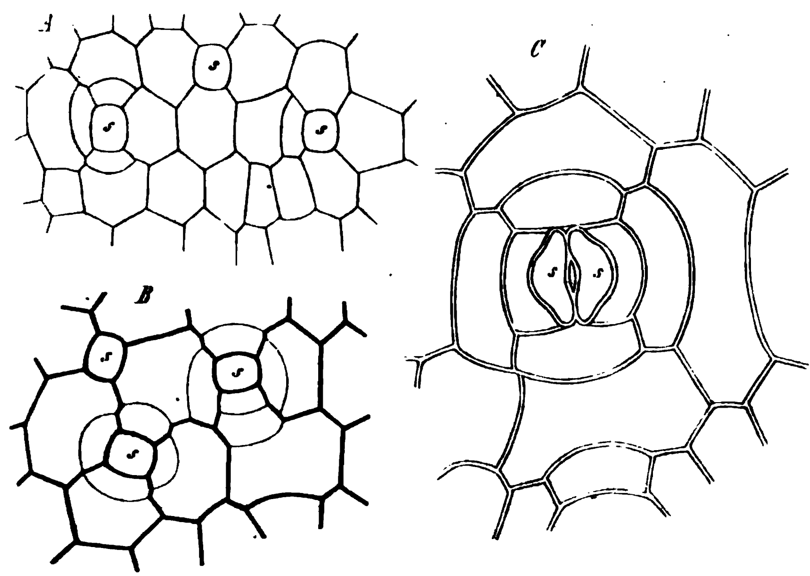


Fig. 13.

Ersteres wohl bei Dioon[4]) letzteres bei Maranta bicolor, Commelina communis, Pothos argyraea, Hakea saligna, ceratophylla und andern Proteaceen (Strasburger l. c.)

3) Die Anfangszelle ist nicht die Mutterzelle der Spaltöffnung, sie theilt sich vielmehr abermals, einmal oder successive mehrmals, und das Product dieser Theilungen ist eine Spaltöffnungsmutterzelle und eine oder mehrere Nebenzellen. Hauptformen:

a) Anfangszelle abgegrenzt durch eine bogige bis U-förmige Wand, dann getheilt durch eine dieser nahezu gleich gerichtete in Mutterzelle und hufeisenförmige Nebenzelle (Asplenium bulbiferum[5]), Pteris flabellata (Fig. 14), cretica[6]); oder successive, durch 2—3 nach zwei Richtungen in der Fläche abwechselnde und sich schneidende Bogenwände, in Mutterzelle, umgeben von einem Gürtel (resp. theilweisen Doppelgürtel) halbring- oder hufeisenförmiger Nebenzellen. Die Längsachse der späteren Spalte wird den Sehnen der früheren Theilungsbogen parallel: Cibotium Schiedei (Hildebrand, l. c. Fig. 37—39), Mercurialis perennis, ambigua, Pharbitis hispida, Basella, Pereskia aculenta; oder sie schneidet dieselben rechtwinklig: Thymus Serpyllum, Physostegia virginiana und andere Labiaten (Strasburger l. c.). In die vorletzte Kategorie auch die Equiseten.

Fig. 13. Commelina coelestis, Blatt, Entwicklung der Spaltöffnungen und Nebenzellen. Flächenansicht. *A* sehr junger, *B* älterer Zustand, *s* in beiden die Anfangs- und zugleich Mutterzelle der Spaltöffnung. *C* erwachsen; *s* Schliesszellen. Aus Sachs, Lehrb.

---

1) Pfitzer, in Pringsheim's Jahrb. VII, 533 ff.
2) Strasburger, l. c.
3) Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen, l. c.
4) Kraus, l. c. p. 335.
5) Strasburger, l. c. Fig. 36—41.
6) Hildebrand, Botan. Ztg. 1866, Taf. X, Fig. 20—23.

b) Anfangszelle durch successive nach drei Richtungen in der Fläche gestellte Wand getheilt in einen einfachen oder mehrfachen Nebenzellgürtel und die von diesem umringt

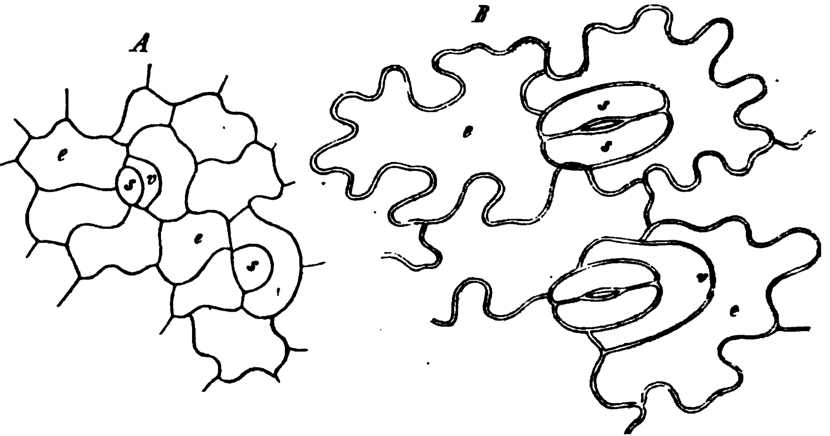


Fig. 14.

Mutterzelle. Mit wenig Nebenzellen: Papilionaceen, Solaneen, Asperifolien, Cruciferen mit hoher Zahl jener: Crassulaceen (Fig. 15), Begoniaceen[1], wohl auch Cacteen.

c) Anfangszelle durch eine Ringwand getheilt in Mutterzelle und ringförmige Neben-zelle: Polypodium Lingua (Rauter, l. c.).

Nebenzellen besonderer Form werden, dem Gesagten zufolge, angelegt in allen u 2) und 3) angegebenen Fällen; in denen unter 1) nur dann, wenn die U- oder Ringform d

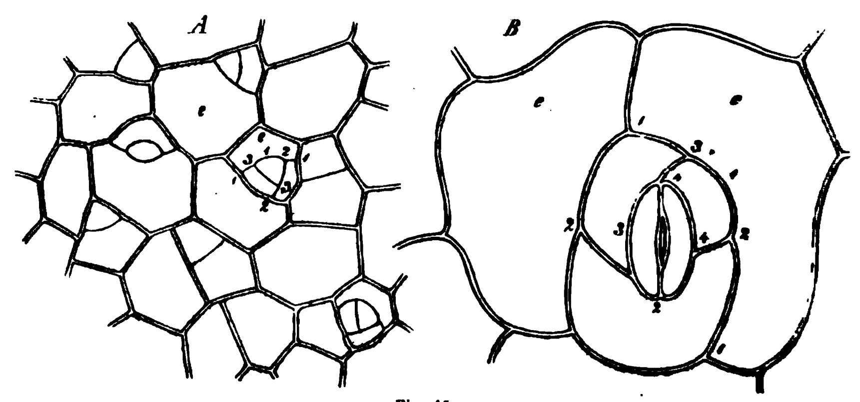


Fig. 15.

Fig. 14. Blatt von Pteris flabellata, Flächenansicht. *A* sehr jung, *e* Epidermiszellen Nebenzelle, *s* neben *v* Mutterzelle, die andere *s* Anfangszelle der Spaltöffnung. *B* fast e wachsen, *s* Schliesszellen, *v* und *e* wie bei *A*. — Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 15. Blattfläche von Sedum purpurascens. *A* jung, Anfangs- und Nebenzellen, dur Theilung der Epidermiszellen (*e*) entstehend. In drei der letzteren erst die Anfangszelle a gegrenzt, in 4 anderen diese weiter getheilt, die Ziffern bezeichnen die successiven Theilungs wände. *B* fast erwachsen, *e* und Ziffern wie in *A*. — Aus Sachs, Lehrb.

1) Strasburger, l. c. Vergl. für Details diese oft citirte Arbeit. Desgleichen die ni immer präcisen Angaben von Karelstschikoff, Zur Entw. der Spaltöffnungen. Bull. Soc. im de Moscou, 1866.

ersten Grenzwand besondere Gestalteigenthümlichkeiten bedingt. Die Anlage ist in den bekannten Fällen im erwachsenen Zustande immer wiederzuerkennen, jedoch mit verschiedener Schärfe, je nachdem das auf die Anlegung folgende Flächen- und Höhenwachsthum der Zellen die ursprünglichen Unterschiede verschärft, erhält oder verwischt.

Schwankungen und Uebergänge zwischen den einander nahestehenden Typen sind nicht gerade selten. Einzelheiten vergl. bei Strasburger und Pfitzer l. c. Von gelegentlichen Missbildungen ist hier noch einmal auf die Zwillings-, d. h. paarweise aneinanderstossenden Spaltöffnungen zurückzukommen und auf Pfitzer's Auseinandersetzung [1]) hinzuweisen, derzufolge dieselben durch vierlei Theilungsanomalien zu Stande kommen können.

Von normalen Ausnahmefällen sind hier zwei noch etwas eingehender zu besprechen. Zunächst der von Link für Aneimia entdeckte, später eine Zeit lang vielbesprochene und missverstandene, schliesslich durch Rauter klargelegte und auch für Polypodium Lingua

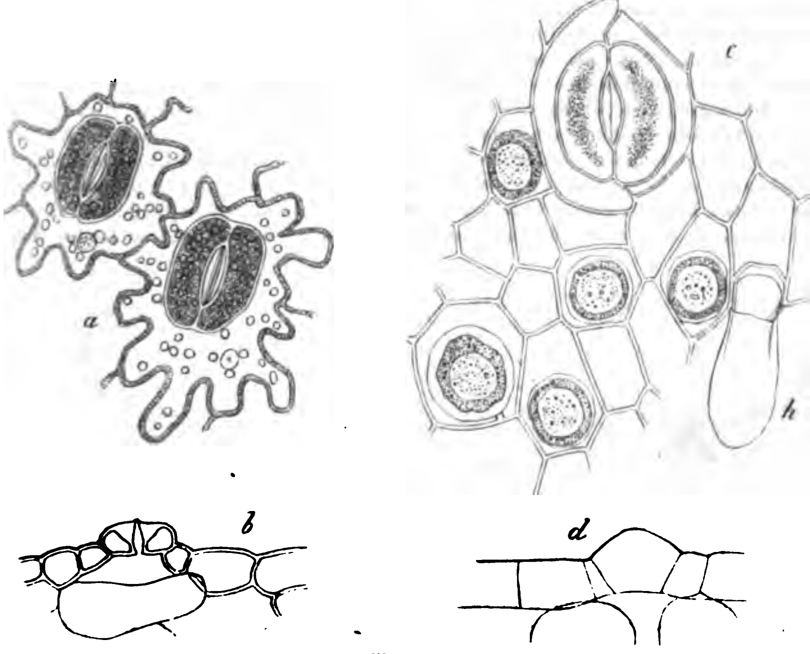


Fig. 16.

nachgewiesene Fall der von einer ringförmigen Epidermis- resp. Nebenzelle umgebenen Spaltöffnung. [2])

Das Auffallende dieser Erscheinung besteht in nichts weiterem, als dass die Wand der Mutterzelle in den regulären Fällen die Form eines senkrecht zur Oberfläche zwischen Aussen- und Innenwand gestellten, keine Seitenwand berührenden, nach innen conisch-verjüngten Ringes hat. Bei Aneimia (Fig. 16) ist sie, resp. die spätere Spaltöffnung, daher

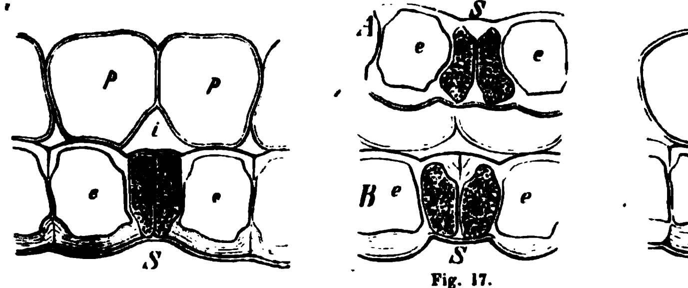
Fig. 16. Aneimia hirta. Blatt, Epidermis. *a*, *b* erwachsen, *a* Flächenansicht, *b* senkrecht zur Fläche und mitten durch die Spaltöffnung geführter Durchschnitt (375). — *c*, *d* sehr jung (600), *c* Flächenansicht, mit einer sehr entwickelten Spaltöffnung und 5 noch ungetheilten Mutterzellen. Das Protoplasma dieser hat sich in Folge der Präparation von der zarten Membran zurückgezogen. *h* einzelliges Haar. — *d* senkrechter Durchschnitt durch eine Spaltöffnungsmutterzelle und ihre Umgebung.

1) Pringsheim's Jahrb. VII, p. 554.

2) Link, Ausgewählte anatom. Abbildungen Heft III, Taf. IV, 8. Oudemans, Bulletin

von einer ringförmigen Epidermis-Zelle umgeben; für Polypodium Lingua (s. oben 1, c) gilt zunächst das Gleiche, die Ringzelle ihrerseits ist in der Regel von einer hufeisenförmigen Nachbarin umfasst, von welcher sie ursprünglich durch eine U-förmige Wand getrennt wurde. Manchmal (Rauter's Fig. 18) ist aber auch diese Wand nicht U-, sondern ringförmig, die Spaltöffnung daher von 2 concentrischen Ringzellen umgeben. Bei Aneimia Phyllitidis und hirta sowohl, wie Polyp. Lingua kommt es ausnahmsweise, bei A. villosa (nach Strasburger) als Regel vor, dass die typisch ringförmigen Wände U-förmig und an eine Seitenwand angesetzt, die der fertigen Theile dann dem entsprechend geordnet sind. Es kommt ferner nicht selten vor, dass von dem einen (nach Strasburger immer randsichtigen) oder von beiden Enden der Spaltöffnung eine Membranplatte brückenartig zur nächsten Seitenwand verläuft (Fig. 16c). Gegenüber den mehrfachen Erklärungs- oder Deutungsversuchen dieser Erscheinung sei bemerkt, dass sie von Anfang an nichts anderes ist als was der Augenschein sofort lehrt, nämlich ein Membranstreifen, in der bezeichneten Weise gestellt, mit den übrigen Membranen wachsend und für ihr Auftreten einer Erklärung nicht mehr und nicht weniger bedürftig als jede andere Membran.

Der zweite einigermassen eigenthümliche, übrigens unter 3, a) gehörige Fall ist die Bildung der Spaltöffnungen von Equisetum, die hier nach Strasburger (l. c., mitgetheilt wird. Die Anfangszelle, deren erste Entstehung nicht beobachtet wurde, ist etwa würfelförmig, die zwei Flanken der Längsachse des Stengels parallel. Symmetrisch neben ihrer hierdurch bestimmten eigenen Längsachse treten zunächst rechts, dann links eine ohngefähr radiale Längswand auf, beide an ihren einander zugekehrten Seiten concav, und mit ihren oberen und unteren Enden zusammenstossend. Hiermit ist die Anfangszelle getheilt in eine mittlere biconvexe und zwei seitliche planconvexe Tochterzellen; letztere beiden aussen...



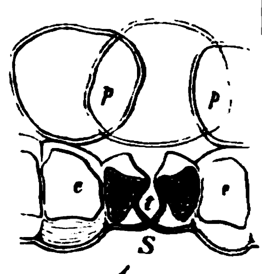


Fig. 17.

nach innen, die mittlere nach aussen keilförmig verschmälert. Die mittlere Zelle ist die Mutterzelle der Spaltöffnung (sie theilt sich durch eine radiale Längswand später in die Schliesszellen), die beiden seitlichen sind die Nebenzellen. Letztere nehmen eine den Schliesszellen ganz ähnliche Form an und wölben sich über sie derart, dass sie ihre ganze Aussenfläche bedecken und nur einen engen Raum über dem eigentlichen Spalteneingang frei lassen. Daher das Bild der anscheinend einander bedeckenden doppelten Schliesszellpaare. Bei Milde's Equiseta cryptopora kommt die Einsenkung der Spaltöffnung mit den Nebenzellen noch hinzu (Vgl. unten, Fig. 23).

Zur Bildung der Spaltöffnung theilt sich — nach, selten vor Vollendung der letzten Theilungen, aus welchen Nebenzellen hervorgehen — die Mutterzelle in zwei Hälften, die Schliesszellen, und die Spalte entsteht, indem die Scheidewand zwischen beiden sich in ihrem Mitteltheil in zwei allmählich aus einander weichende Lamellen spaltet (Fig. 17), und zwar schreitet diese Trennung von der Mitte gegen die Enden und von dem Ein- und Au...

Fig. 17. Entwicklung der Spaltöffnungen von Hyacinthus orientalis. Links die Mutterzelle eben getheilt, *A*, *B* successive weitere Entwicklungsstadien; rechts die Bildung der Spalte (*t*) vollendet. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 10, welche zu vergl. (800). Aus Sachs, Lehrb.

du Congrès de Botanique etc. à Amsterdam, 1865, p. 85. Hildebrand, Bot. Ztg. 1866, p. 245. Strasburger, in Pringsheim's Jahrb. V, l. c. und ibid. VII, p. 393 Anm. — Rauter l. c.

gang gegen den Durchgang der künftigen Spalte zu fort.[1]) Die freien Ränder der Aus- und Eingangsleisten entsprechen der inneren und äusseren Kante der ursprünglichen Scheidewand. Die Entstehung der Athemhöhle durch Auseinanderweichen der subepidermalen Zellen geht der Bildung der Spalte voraus.

Die Spaltöffnungsmutterzelle und ihre Theilungsproducte sind den übrigen Epidermiszellen gleich hoch und liegen mit ihnen in der gleichen Fläche. Die späteren mannig-

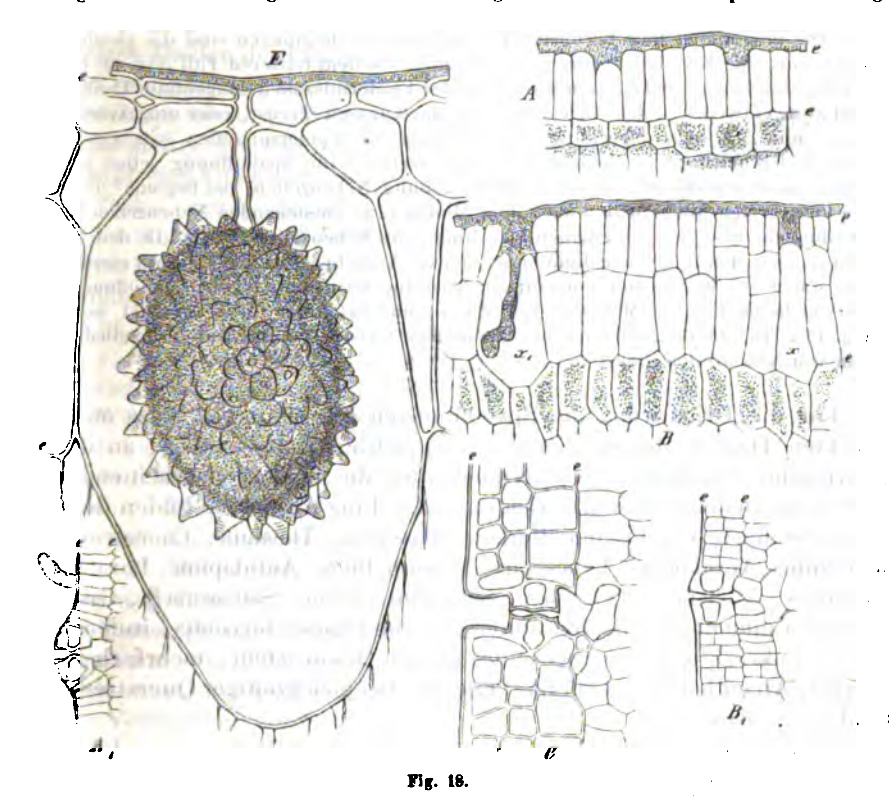


Fig. 18.

fachen Ungleichheiten der Höhe und Lage von Epidermis-, Nebenzellen und Spaltöffnungen kommen durch das auf die Theilungen folgende Wachsthum der angelegten Zellen zu Stande. Es findet hierbei wohl ausnahmslos eine Volumszunahme aller Zellen statt. Die passive Dehnung aber, welche die Epidermis heranwachsender wie erwachsener Theile

Fig. 18. Ficus elastica, Blatt, senkrechter Durchschnitt. *e—e* jedesmal die Dicke der pidermis. *A* (600) Oberseite, A_1 (390) Unterseite desselben sehr jungen Blattes; in A_1 eine hon fertige oberflächlich bleibende Spaltöffnung und ein (vergängliches) Haar; in *A* zwei stolithenzellen, an der verdickten Aussenwand kenntlich, Epidermiszellen noch ungetheilt. (600) Ober-, B_1 (390) Unterseite eines etwas älteren Blattes. Epidermiszellen in Theilung. *B* ist *x* ein jüngerer, x_1 ein älterer, schon den zapfenförmigen Wandvorsprung zeigender stand einer Cystolithenzelle. — *C* (390) älteres Blatt, Unterseite. Theilung der nunmehr eischichtigen Epidermis vollendet, Spaltöffnung eingesenkt, definitive Grösse und Gestalt r Theile jedoch noch nicht erreicht. — *E* Oberseite eines erwachsenen Blattes, vierschichtige Epidermis, Cystolithenzelle (375).

[1]) v. Mohl, Verm. Schriften, p. 254—257. Strasburger, l. c. p. 308. Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VII, l. c.

durch das innere Gewebe erleidet, bewirkt, wie Pfitzer[1]) gezeigt hat, bei den Stomata der Gräser zuletzt eine erhebliche Abnahme der absoluten Höhe und Breite des die Spalte begrenzenden Stückes der Spaltöffnungszellen (bei Zea Mais beträgt die Breite durchschnittlich bald nach dem Auftreten der Spalte 11,4 μ, später 11,6 μ, im fertigen Zustand 5,4 μ. Für die oben erwähnten übrigen Fälle, in denen der die Spalte begrenzende Theil der Schliesszellen schmäler und niedriger ist, als die verbundenen Enden, wird wohl das Gleiche gelten.

Die gesammten hier berührten Entwicklungserscheinungen sind die gleichen, ob die Epidermis einschichtig ist, oder mehrschichtig. In dem letzteren Fall (Fig. 18) treten nur mit der zur Fläche senkrechten Streckung der Epidermiszellen tangentiale Theilungen auf und zwar entweder in der Folge von innen nach aussen (Ficus), oder umgekehrt (Begonia, Peperomia). Besagte Streckung und Theilung der Epidermiszellen tritt immer erst ein nach Differenzirung der Spaltöffnungsanfangszellen. Die Spaltöffnung selbst bleibt so zu sagen immer einschichtig, ihre nächste Umgebung (Nebenzellen) bei Begonia[2], desgleichen bei Ficus treten auch in den nach dem Modus 2, a) entstehenden Nebenzellen tangentiale Theilungen, also ein 2—3 schichtiger Ring von Nebenzellen auf.[3]) In dem zur Fläche senkrechten Membranwachsthum findet hier die Verschiedenheit statt, dass einzelne zuerst und schon vor Beginn der tangentialen Theilung fertig entwickelte Spaltöffnungen in der Oberfläche bleiben, die Mehrzahl später fertig und tief unter diese versenkt werden (V. Fig. 18). Die zuerst gebildeten oberflächlichen werden von mehreren vielgliedrigen Gürteln von Nebenzellen umgeben.

Für die Orientirung der Spaltöffnungen gilt als Regel, dass an längsgestreckten Theilen alle Spalten der Längsachse parallel stehen; an den nicht vorwiegend longitudinal wachsenden aber die Spalten anscheinend regellos nach verschiedenen Seiten gerichtet sind. Eine Ausnahme bilden die Stomata an den Stengeln von Viscum album[4]), Cassytha, Thesium, Choretrum, Mida, Myoschilus, Anthobolus, Exocarpus, Arceuthobium, Antidaphne, Loranthus, Lepidoceras, Nuytsia[5]), Colletia[6]), Santalum album, Salicornia[7]), Casuarina[8], Staphylea pinnata, an der Blattunterseite von Philesia buxifolia, indem hier die Spalte senkrecht zur Längsachse des ganzen Organs steht, mehrfach (z. B. Salicornia, Arceuthobium, Colletia, Philesia), bei gleichzeitiger Querstreckung der Epidermiszellen.

§ 6. Nach speciellen Differenzen in der Gestalt, Structur und Anordnung sind zweierlei Unterarten von Spaltöffnungen zu unterscheiden, welche in Kürze Luftspalten (resp. -Spaltöffnungen) und Wasserspalten genannt sein mögen. Beide können für sich allein oder neben einander auf einem Epidermisstücke vorkommen.

§ 7. Die Luftspalten zeigen die Spalte selbst, bei normaler Vegetation von Luft erfüllt; sie führen von dem umgebenden Medium direct in die ebenfalls lufterfüllte Athemhöhle. Ihre Schliesszellen sind, mit Ausnahme des abnormen Falles von Kaulfussia, wohl immer wechselnder Krümmung, die Spalte

---

1) Pringsheim's Jahrb. VII, l. c.

2) Pfitzer, Ueber d. mehrschichtige Epidermis etc. Pringsheim's Jahrb. VIII, l. c.

3) Strasburger, l. c. Tab. 41, Fig. 135—138, u. unsere Fig. 18, beide von Ficus elast.

4) v. Mohl, Bot. Ztg. 1849, Tab. IX. Chatin, Anatomie comparée des Vegetaux Plantes parasites, Tab. 80, 82.

5) Chatin, l. c. Tab. 5, 6, 57, 58, 59, 64, 69, 70, 72, 77, 78, 87, 109, 110.

6) Pfitzer, Pringsh. Jahrb. VII, 549.

7) Duval-Jouve, Bulletin d. la Soc. bot. de France, XV (1868), p. 189.

8) Loew, De Casuarinearum caulis foliique evolutione et structura, p. 33.

daher wechselnder Erweiterung fähig. Sie stellen hiernach bis zu gewissem Grad verschliessbare Oeffnungen in der Epidermis dar, durch welche die in der Pflanze enthaltene Luft mit der umgebenden in Communication steht. Ihre Anordnung und ihr Vorkommen und Fehlen ist hierdurch im Allgemeinen bestimmt.

Den Wurzeln fehlen sie und überhaupt Spaltöffnungen durchaus. Unter den übrigen Theilen der Pflanze kann kaum einer genannt werden, auf welchem sie nicht wenigstens in manchen Fällen beobachtet wären [1]).

Der Haupt-Ort ihres Vorkommens ist das grüne, von Luft umgebene Laub, zumal die Blätter der Landpflanzen und schwimmenden Wasserpflanzen. Von chlorophyllfreien Landpflanzen sind einzelne, nämlich Monotropa Hypopitys und Neottia Nidus avis [2]) gänzlich spaltöffnungsfrei. Der Lathraea Squamaria [3]) fehlen die Stomata mit Ausnahme des Pistills; auf dem Laube von Lathraea clandestina [4]) dagegen, sowie der Orobanchen [5]) und Lennoaceen [6]) finden sie sich ziemlich reichlich, auf dem der Cuscuten [5]) wenigstens vereinzelt.

An im Boden wachsenden Rhizomen sind sie, vereinzelt wenigstens, nicht selten; z. B. Kartoffelknolle in der Jugend, vor Bildung der Korkschale [7]), Knollenstiel von Herminium Monorchis [8]), Rhizom von Epipogon, etc.

Im Wasser untergetauchten Theilen fehlen Luftspalten in der Regel gänzlich, doch kommen auch hier Ausnahmen vor. Sie finden sich constant auf den submersen Primordialblättern und dem Keimblatte der Marsilien [9]), auf den untergetauchten Blättern der Callitrichen, Sect. Eucallitriche [10]); Askenasy [11]) fand einzelne auf den normal unter Wasser entfalteten Cotyledonen von Ranunculus aquatilis. A. Weiss' Angabe über ihr Vorkommen an untergetauchten Theilen von Najas und Potamogeton hat sich nicht bestätigt.

Bei Wasserpflanzen, deren Laub entweder untergetaucht oder an der Luft vegetiren kann, wie Ranunculus aquatilis, Callitricheen, Hottonia, Myriophyllum, Marsilia u. a. m. wechselt nach der bezeichneten Lebensweise das Vorkommen, resp. die Vertheilung der Luftspalten.

Die Luftspalten finden sich, vielleicht mit Ausnahme einzelner Fälle ihres

---

1) Auf den Antheren von Lilium bulbiferum gibt Rudolphi, Anat. p. 91 Spaltöffnungen an; auf denen von Capsella bursa pastoris Spaltöffnungen »im kränklichen Zustand«. Unger, Exanth. p. 127 —. Auf der Samenschale von Canna: Schleiden, Beitr. p. 10; ebenda, am Aussenrande des Samens, bei Tulipa: Czech, Bot. Ztg. 1865, p. 104. — Auf Perianthien, sowohl chlorophyllführenden wie chlorophyllfreien, sind sie bei vielen Pflanzen, bei anderen fehlen sie. Vgl. Rudolphi, Anatomie, p. 85—91. Treviranus, Verm. Schriften, p. 50. H. Krocker, de Plantar. Epidermide (1833), p. 16. A. Weiss, Verhandl. Zool. bot. Vereins in Wien 1857, und besonders Hildebrand, einige Beobachtungen aus der Pflanzen-Anatomie 1861). —

2) Rudolphi, Anatomie d. Pfl. (1807), p. 66.

3) Bowman, in Transact. Linnean Society, London. XVI.

4) Duchartre, Sur la Clandestine de l' Europe. Mém. de l' Institut de France, 1848.

5) Unger, Exantheme d. Pfl., p. 49.

6) H. Graf zu Solms-Laubach, Die Lennoaceen (Halle 1871).

7) Caspary, Bot. Ztg. 1857, p. 117.

8) Prillieux, Ann. sc. nat. 5te Sér. IV, p. 265, pl. 15.

9) A. Braun, Monatsber. d. Berlin. Academie, 1870, p. 665.

10) Hegelmaier, Monographie der Gattung Callitriche, p. 10.

11) Bot. Ztg. 1870, p. 198.

vereinzelten Vorkommens an unter Wasser getauchten Theilen, nur da, wo reichliche lufthaltige Intercellularräume in dem von der Epidermis bedeckten Gewebe sind; jedoch sind nicht überall, wo letzteres zutrifft, Spaltöffnungen. Wo luftreiches mit luftfreiem oder luftarmem Gewebe (Sklerenchym, Collenchym abwechselt, gilt als Regel für die darüberliegende Epidermis die entsprechende Abwechselung spaltöffnungsführender und spaltöffnungsfreier Stellen. Hierher gehören die allverbreiteten Erscheinungen des Fehlens der Stomata auf den Blattrippen, ihres Vorkommens neben und zwischen diesen; ihres Fehlens auf den Riefen und Kanten riefiger Blätter, Blattstiele, Stengel, ihres Vorkommens in den damit wechselnden Flächen oder Furchen (z. B. Bromeliaceen-, Phormium-, Gras-Blätter; Stengel der Umbelliferen, Equiseten etc. etc.; spaltöffnungsführende Streifen und Flecke auf den jungen Trieben von Hedera, Juglans, Populus [1]), an den Seiten und am Grunde der Farnblattstiele (vgl. unten, Cap. IX. Das Vorkommen der Spaltöffnungen in grubigen Vertiefungen an der Blattunterfläche vieler Banksia- und Dryandra-Arten [2]) ist ein hierhergehöriger Specialfall, welcher nur dem sehr starken Vorspringen der Nerven auf der Blattunterseite sein eigenthümliches Aussehen verdankt. Auf der Blattunterseite von Nerium Oleander wechseln zwischen den Nerven spaltöffnungsfreie Stellen und spaltöffnungsreiche ab. Letztere befinden sich in tief und eng grubigen dicht behaarten Einsenkungen der Blattfläche. [3])

Auf dem spaltöffnungsführenden Stück oder Streifen sind die Luftspalten im Uebrigen selten auf circumscripte, durch breite spaltöffnungsfreie Interstitien getrennte, alsdann auch durch besondere Form der Epidermiszellen ausgezeichnete Flecke beschränkt; so stehen auf der flachen Blattunterseite von Saxifraga sarmentosa je zahlreiche Stomata in rundlichen, ziemlich weit entfernten Gruppen; [4]) auf der Unterseite des Blattes vieler (aber nicht aller) Begonien, z. B. B. manicata, spathulata, Drègei, heracleifolia, stehen zwei bis sechs und mehr Stomata über einer grossen gemeinsamen Athemhöhle bei einander. [5]

In der Regel findet über grössere Flächen oder Streifen annähernd gleichförmige Vertheilung der Luftspalten statt. Ihre Zahl ist dabei, je nach Organ und Species — zum Theil auch nach Beschaffenheit des umgebenden Mediums — innerhalb weiter Grenzen verschieden, sowohl in Beziehung auf die Zahl der Epidermiszellen als auf einen bestimmten Flächenraum. In erster Hinsicht kommt einerseits, z. B. bei Monocotylenblättern, wie von Iris, fast auf jede Epidermiszelle eine Spaltöffnung, andrerseits, z. B. Stengel vieler Holzgewächse, Cuscuta etc., eine auf viele hundert Epidermiszellen. In der anderen Beziehung sind die für 1 mm□ gefundenen Maximalziffern 625 (Blattunterfläche von Olea

1) Vgl. Trécul, Comptes rendus Tom. 73, p. 15.

2) v. Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen, Verm. Schriften p. 245.

3) Amici, Ann. sc nat. XXI, p. 138. H. Krocker, l. c. p. 18. Meyen, Physiol. I. 291 Vgl. Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 49.

4) Treviranus, Verm. Schriften, IV, 30.

5) Viviani, Della struttura degli organ. element. 151. T. I, Fig. 4, citirt bei Treviranus, Physiol. I, 466. H. Krocker, l. c. p. 13, Fig. 39. Meyen, Physiol. I, p. 280, Tab. V. Ueber die Entwicklung der Gruppe vgl. Pfitzer, Pringsh. Jahrb. VII, 551.

6) Vgl. die Abbildungen bei Strasburger, Pringsh. Jahrb. V. Hildebrand, Bot. Ztg. 1870, Taf. I.

europaea[1]) und 716 (Blattunterfläche von Brassica Rapa[2]); für die meisten Laubblätter liegt die Ziffer zwischen 40 und 300, selten darüber und darunter.[3]) Mehrere Millimeter oder noch weiter auseinander liegen die Stomata der genannten Stengel vieler Holzgewächse, wie dies bei der Lenticellenbildung (Cap. XV.) von Sambucus, Acer u. s. w. augenfällig hervortritt. Für jeden Theil jeder Species ist eine bestimmte Durchschnittsziffer, allerdings mit nicht unbeträchtlichen individuellen Schwankungen, festzustellen, gleiches Entwicklungsalter selbstverständlich vorausgesetzt. Beispiele der individuellen Verschiedenheiten theilt Karelstschikoff mit. Auf der gleichen Fläche (dem nämlichen, nicht gemessenen Gesichtsfelde des Mikroskops) hatten 6 Blätter von Viola tricolor, jedes von einem anderen Stocke genommen, auf der Unterfläche zwischen 21 und 43, meistens zwischen 30 und 40; auf der Oberseite 0 bis 14, meistens 9 bis 13.

Unter den von Luft umgebenen Gliedern sind die chlorophyllführenden Stengel, wenn der Laubblätter entbehrend, reich an Stomata: Equisetum, Salicornia, Casuarina, Colletia, Cacteen etc.; 18 Spaltöffnungen auf 1 mm□ bei Cereus speciosus (Krocker). Auch belaubte, selbst relativ sehr grosse Laubflächen tragende Stengel finden sich spaltöffnungsreich, z. B. Campanula patula, linifolia, Salvia glutinosa, Polygonum aviculare, Vicia Faba, segetalis, Epilobium palustre, Capsella Bursa Pastoris, Möhringia trinervia, Linum catharticum, Potentilla aurea und viele andere (Unger, Exanth. p. 98—137). Auch für die grünen Zweige von Holzgewächsen, wie Vaccinium Myrtillus, Rhamnus cathartica und Frangula gibt Unger zahlreiche Stomata an; Morren fand bei Prunus Mahaleb 18, Rosa damascena 36 auf 1 mm□; ähnliche grosse Zahlen sind bei verwandten Arten, bei Viburnum Opulus u. a. m. (Stahl, botan. Zeitg. 1873, p. 578) gefunden. Bei sehr vielen Pflanzen finden sich andrerseits sehr vereinzelte Stomata auf den Stengeln, z. B. bei Prunus domestica 7, Solanum tuberosum 4 auf 1 mm□, oder noch viel weniger — gar keine wohl nur in seltenen Fällen.

Aehnliches, wie für die Stengel ergibt sich aus gelegentlichen Beobachtungen für die Blattstiele.

Für die Orte ihres reichlichsten Vorkommens, die Lamina grüner Laubblätter von Land- und Luftpflanzen, liegen zahlreiche Untersuchungen über Zahl und Vertheilung vor. Den älteren Beobachtungen von Hedwig, v. Humboldt, Sprengel, den reichhaltigen von Rudolphi und anderen mehr vereinzelten, folgen in neuerer und neuester Zeit die Arbeiten von H. Krocker, Unger, A. Weiss, E. Morren, Czech, Karelstschikoff[4]). Weiss' vollstän-

---

1) Weiss, Unters. über die Zahlen- und Grössenverhältn. d. Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. IV, p. 124 ff.

2) Unger, Anatom. u. Physiol. p. 193.

3) Vgl. Weiss, l. c.

4) K. Sprengel, Anleitung z. Kenntn. d. Gewächse I. Unger, Exantheme der Pflanzen (1833). Anatomie u. Physiol. d. Pfl. p. 193, 334. Vgl. über die ältere Literatur Meyen, Phytotomie p. 108. E. Morren, Détermination des stomates de quelques végétaux. Bullet. Acad. Bruxelles T. XVI (1864). Czech, Ueber Zahlenverhältnisse und Vertheilung d. Spaltöffnungen. Bot. Ztg. 1865, p. 101. A. Weiss, Ueber die Zahlen- und Grössenverhältn. d. Spaltöffnungen. Pringsheim's Jahrb. Bd. IV. Karelstschikoff, Ueber d. Vertheilung der Spaltöffnungen auf d. Blättern. Bulletin Soc. hist. nat. d. Moscou, 1866. Für viele Details muss hier auf diese keineswegs überall übereinstimmenden Arbeiten verwiesen werden.

digste Statistik ergibt, dass unter 157 untersuchten Species von Landpflanzen die erwachsenen Laubblätter auf dem Raume von 1 mm□ durchschnittlich haben

weniger als 40	Stomata	bei	12	Species
40—100	-	-	42	-
100—200	-	-	38	-
200—300	-	-	39	-
300—400	-	-	12	-
550	-	-	1	-
mehr als 600	-	-	3	-

Die Vertheilung der Luftspalten über die Blattfläche steht bei Landpflanzen mit derjenigen der luftführenden Intercellularräume in unmittelbarster Beziehung. Sie ist daher eine andere, je nachdem das Blatt bifaciale oder centrische Anordnung des Chlorophyllparenchyms zeigt und richtet sich im Einzelnen nach der Zahl und Weite der Lacunen in diesem. Vgl. Cap. IX.

Krautige, flache horizontale Blätter mit bifacialer Anordnung des Parenchyms haben der Mehrzahl nach auf beiden Flächen Spaltöffnungen. Unter 466 hierher gehörenden Species fand Karelstschikoff dies Verhältniss bei 450. Von diesen haben aber 37 nur sehr spärliche, oft nur einzelne, neben den Nerven liegende auf der Oberseite, und die Mehrzahl ist oben an Spaltöffnungen erheblich ärmer als unten.

Derbe, lederartige horizontale, ebenfalls bifaciale Blätter mit glatter glänzender Oberfläche, wie Abies pectinata, Nerium, Rhododendron, Ilex, Ficus, Begonien u. a. m. haben in der Regel ausschliesslich auf der Unterfläche Stomata; desgleichen manche derb krautige, wie Glechoma hederacea, Asperula odorata, Trollius europaeus u. a. m. (Karelstschikoff), Betula alba, Pirus communis, Carpinus etc. (Morren).

Selten kehrt sich das Verhältniss, und zwar mit der innern Blattstructur, um: krautige und selbst lederige Blätter (Pinus silvestris und Verw., Eryngium maritimum L. etc. mit mehr Spaltöffnungen auf der oberen als auf der unteren Fläche; oder mit ausschliesslich spaltöffnungsführender oberer, spaltöffnungsfreier unterer, wie Pinus Strobus, Thuja spec., Passerina hirsuta,[1] filiformis, ericoides, und zahlreiche mit tief gefurchter Blattoberseite versehene Gramina, z. A. Aira flexuosa, Calamagrostis epigeios, Stipa pennata etc., von denen unten noch die Rede sein wird.

Vertical stehende flache Blätter und die meisten saftig-fleischigen (Crassulaceen, viele Monocotylen) sind, wenn auch nicht ausnahmslos, ihrem centrischen Bau entsprechend, beiderseits spaltöffnungsführend, gleichmässig oder mit Bevorzugung der einen oder anderen Seite.

Auf der Wasserfläche schwimmende Blätter zeigen die Stomata ausschliesslich an der Oberseite, oder doch vorzugsweise, wie Callitriche (Hegelmaier l. c.), die Schwimmblätter von Sagittaria,[2] Ranunculus sceleratus.[3]

Weitere allgemeine Regeln, oder gar Gesetze für Vertheilung und Zahlenverhältnisse lassen sich zur Zeit nicht aufstellen. Weder nach der natürlichen Verwandtschaft, noch nach der Lebensweise, noch nach den anderweiten Structurverhältnissen der Epidermis finden allgemeine durchgreifende Differenzen statt. Auch der Satz, dass, je mehr Spaltöffnungen auf einer Fläche, um so geringer ihre Grösse und umgekehrt, steht nicht ohne Ausnahme da.

Von den beobachteten Verschiedenheiten und Uebereinstimmungen sind allerdings manche zunächst nicht auf directe Anpassung zurückzuführen. So haben z. B. die oben genannten beiden Lathraeen, beide von gleicher Lebensweise, gleich gegliedert und gebaut, die eine viele, die andere keine Spaltöffnungen auf Stamm und Blättern.

Andererseits aber liefert das Vorkommen und die Vertheilung der Luftspalten viele auffallende Beispiele der Aenderung des Baues durch directe, oft individuelle Anpassung. Besonders gilt dies von den amphibischen Wasserpflanzen, und zwar zeigen diese, obgleich sie den verschiedenartigsten Familien und Genera angehören, wie Marsilia, Sagittaria, Polygonum, Callitriche, Myriophyllum, Hottonia, Nasturtium, Ranunculus, alle das gleiche

1) Caruel, Nuovo giornale botan. Italiano, I, p. 194.
2) Hildebrand, Bot. Ztg. 1870.
3) Ascherson, Bot. Ztg. 1873, 422, 631.

Verhalten: auf der gleichnamigen Fläche, wenn sie sich an der Luft entwickelt, zahlreiche Stomata; Fehlen oder Verminderung dieser bei Entwicklung unter Wasser.

Marsilia quadrifoliata und andere Arten der Gattung[1]) haben, je nachdem ihr Wohnort unter Wasser steht oder nicht, schwimmende, nur mit der Oberseite an Luft grenzende, von dünnem weichem Stiel getragene Blätter, oder auf kürzerem straffem Stiel in die Luft ragende. Diese Landblätter haben auf beiden Flächen ungefähr gleich zahlreiche, etwas unter die Aussenfläche eingesenkte Stomata zwischen stark gewellten Epidermiszellen. Bei den Schwimmblättern hat nur die Oberseite Spaltöffnungen, und zwar auf dem gleichen Flächenraum mehr als doppelt so viel wie das Landblatt. Sie liegen zwischen minder undulirten Epidermiszellen (vgl. hierüber p. 33) und bei M. quadrifoliata, pubescens, diffusa, Ernesti nicht eingesenkt, bei anderen Arten wie M. Drummondii, macra eingesenkt gleich denen der Luftblätter.

Ein ähnlicher Unterschied findet statt zwischen den Luft- und Schwimmblättern von Polygonum amphibium, Nasturtium amphibium[2]). Die Petioli und Lacinien der zertheilten Blätter von Ranunculus aquatilis, divaricatus, Myriophyllum, Hottonia,[3]) welche bei dem normalen untergetauchten Vorkommen spaltöffnungsfrei sind, bilden bei Entwicklung an der Luft (Landform) zahlreiche Spaltöffnungen.

Sagittaria sagittifolia hat an den Luftblättern beiderseits Stomata, unten 4—5 mal so viel als oben auf dem gleichen Flächenraum[4]); bei den Schwimmblättern sind dieselben unten sehr selten, oben zahlreich. — Bei den terrestrischen Formen der Eucallitrichen sind Stengel und beide Blattflächen reich an Stomata[5]), an den untergetauchten fehlen diese dem Stengel und kommen auf den Blättern sehr vereinzelt vor, an den schwimmenden Blättern zahlreich auf der Oberseite.

Ein ähnliches Verhältniss wie bei Sagittaria findet statt bei den Luft- und den zufällig oder abnormer Weise auftretenden Schwimmblättern von Ranunculus sceleratus.

Zweifelhaft und von Rudolphi[6]) bestimmt bestritten, ist eine ältere Angabe De Candolle's, derzufolge unter Wasser entwickelte Blätter von Mentha keine Spaltöffnungen haben.

Diesen Thatsachen entspricht das constante Fehlen der Spaltöffnungen auf bestimmten submersen, und ihr Vorhandensein auf terrestrischen Arten naher Verwandtschaft z. B. in der Gattung Isoëtes.

In wie weit feinere Nuancen in der Vertheilung durch Lebensweise und Vegetationsbedingungen direct verursacht sind, bedarf genauerer Untersuchungen, bei denen es, neben der experimentellen Behandlung, darauf ankommt, nicht, wie bisher meist geschehen, eine grössere Zahl beliebig herausgegriffener, sondern morphologisch nahe verwandter Pflanzen zu vergleichen. Pfitzer[7]) hat für eine grössere Anzahl einheimischer Gräser auf letzterem Wege das Resultat erhalten, dass für diese Pflanzen Zahl und Vertheilung der Luftspalten zusammen mit der Oberflächenform und dem inneren Bau des ganzen Blattes, ziemlich allgemein in bestimmten Verhältnissen stehen zu dem Wasserreichthum der Standorte. Auf beiden, flachen Blattseiten kommen zahlreiche Spaltöffnungen vor bei allen untersuchten Sumpf- und Wassergräsern (9 Spec. z. B. Phragmites communis, Alopecurus geniculatus); bei zahlreichen Wiesen- und Unkrautgräsern (34 Spec. z. B. Alopecurus pratensis, Anthoxanthum odoratum, Hordeum murinum, Triticum repens); unter den letzteren stellt Festuca elatior, mit nur der Blattoberseite zukommenden Stomata, eine bemerkenswerthe Ausnahme dar. Fast alle, sehr trockene Standorte bewohnende Gräser haben scharf längsgefaltelte, daher auf der Fläche tief und eng furchige Blätter und die Spaltöffnungen fast nur an den Seitenflächen der Furchen der Blattoberseite (12 Spec. z. B. Aira caryophyllea, flexuosa, Elymus arenarius, Stipa pennata). Koeleria cristata und Agrostis vulgaris

1) Hildebrand, Bot. Ztg. 1870, 1, Taf. 1. A. Braun, Monatsber. d. Berlin. Acad. 1870, p. 670. Das inconstante oder exceptionelle Verhalten von M. aegyptiaca und einigen anderen vgl. daselbst.

2) Hildebrand, l. c. Karelstschikoff, l. c.

3) Askenasy, l. c.

4) Karelstschikoff, l. c.

5) Hegelmaier, l. c.

6) Anat. d. Pfl. p. 69.

7) l. c. Pringsheim's Jahrb. VII.

haben, bei sonst der letzteren Kategorie gleichem Blattbau, allerdings auch auf der Blattunterseite zahlreiche Luftspalten. Die übrigen 14 untersuchten Arten sind Bewohner »lichter Waldstellen, sonniger Hügel und Grasplätze«; sie haben beiderseits flache Blätter, und gleich obigen Wiesengräsern zum Theil beiderseits Stomata (Avena pratensis, Holcus mollis, Phleum Boehmeri, Poa bulbosa, compressa, nemoralis, Milium effusum); zum Theil — und zwar vielleicht mit Ausnahme von Triodia lauter Schattenbewohner — nur auf der Oberseite (Brachypodium silvaticum, Festuca gigantea, heterophylla, Melica nutans, uniflora, Triodia decumbens, Triticum caninum). Milium stellt diesen gegenüber eine Ausnahme vor.

§ 8. Zahlreiche phanerogame Pflanzen der verschiedenartigsten Anpassung besitzen, meist neben den Luftspalten, andere, von diesen verschiedene Stomata, welche Wasserspalten oder -Poren heissen mögen, weil sie unter bestimmten normalen Bedingungen als Durchtrittsstellen für abgeschiedene Wassertropfen dienen, welch letztere in manchen Fällen reichliche, zu Schüppchen eintrocknende Mengen kohlensauren Kalks in Lösung halten. Dieselben sind hiernach von den Luftspalten zunächst dadurch verschieden, dass die Spalte, (nebst der darunter befindlichen Athemhöhle) wenigstens zeitweise von Wasser erfüllt wird. Sie sind ferner, soweit die Untersuchungen reichen, ausgezeichnet durch die Unbeweglichkeit der Schliesszellen, also die Unfähigkeit zu selbständiger wechselnder Erweiterung. Für viele Fälle ist dies ausser Zweifel, weil hier die Schliesszellen frühzeitig absterben (z. B. Tropaeolum, Colocasia, Aconitum u. a.), oder völlig schwinden (Hippuris, Callitriche); für andere allerdings noch der Bestätigung bedürftig. Hierzu kommt endlich noch eine oft sehr beträchtliche Differenz der Gestalt und Grösse von derjenigen der Luftspalten, falls solche auf der gleichen Epidermisfläche mit ihnen vorkommen.

Die Wasserspalten liegen immer über den Enden von Gefässbündeln, deren Bau im Cap. VIII beschrieben ist; daher meist nahe dem Blattrande, auf den Zähnen desselben und zwar in den meisten bekannten Fällen an der Oberseite dieser; seltener an anderen Stellen der Blattfläche, einzeln oder gruppenweise, im letzteren Falle oft zwischen Epidermiszellen, welche durch besondere Form und (geringe) Grösse von den übrigen unterschieden sind. Auch bei nächstverwandten Arten ist je nach der Species das eine Mal ein einzelner Porus, das andere Mal eine Gruppe von Poren vorhanden. Je höher ihre Zahl an einer Stelle, desto geringer ist durchschnittlich sowohl ihre absolute Grösse als die Grössendifferenz zwischen ihnen und den zugehörigen Luftspalten. Die absolute Grösse ist in extremen Fällen eine sehr beträchtliche, die für Luftspalten vorkommenden Maxima bei weitem übertreffende.

Nach ihrer Gestalt kann man unter den Wasserporen zwei extreme Formen unterscheiden, nämlich einerseits solche mit fast halbkreisförmigen Schliesszellen und immer ganz kleiner, kurzer Spalte (Crassula, Ficus, Saxifraga), und andrerseits solche mit sehr grosser, langer, immer weit offen anzutreffender Spalte, wie z. B. die colossalen Stomata an Aroideen-, Papaver-, Tropaeolumblättern. Von den letztern zeigen die grössten nicht selten das oben erwähnte frühzeitige Absterben der Schliesszellen.

Das Vorkommen von Wasserporen ist eine sehr verbreitete Erscheinung, auf welche wohl schon die nicht klar verständliche Angabe Trinchinettis[1] über »glandulae periphylla-

---

1) Linnaea, Literaturblatt, 11, 66.

hindeutet. Neuerdings machten besonders Mettenius[1]), nach ihm Rosanoff[2]), Borodin[3]), Magnus[4]) auf dieselbe aufmerksam.

Die Form mit relativ langer Spalte ist bei Landpflanzen bekannt von den wasseraustropfenden Blattspitzen von Aroideen: bei Colocasia antiquorum[5]), Caladium odorum[6]), C. esculentum[7]) zwei bis drei enorm grosse weit offene Poren; die auf der Mitte der Unterseite an der fadenförmigen Blattspitze von Richardia aethiopica gelegene wasseraustropfende Stelle hat zahlreiche weit offene Stomata, welche grösser und runder sind als die Luftspalten. Ferner sind von Dicotylen die folgenden Fälle, grösstentheils nach Mettenius, zu nennen.

Ein relativ sehr grosser, weit offener Porus findet sich auf der Spitze der Blattzähne der Fuchsien (Fuchsia globosa u. a.), der Primula sinensis (selten 2) vgl. unten, Cap. VIII.); auf der Oberseite jedes Zahnes resp. der Blattspitze) bei Saxifraga orientalis, cuscutaeformis, punctata, Heuchera, Mitella, Soldanella Clusii, Primula auricula, marginata, acaulis, Aconitum- und Delphinium-Arten, Eranthis; einer oder zwei ebendaselbst bei Sambucus nigra, Valeriana sambucifolia, Doronicum Pardalianches, Ribes triste, Prunus Padus; drei ebenda bei Cyclamen; eine Gruppe von 3—6 ebendaselbst, bei Ul-

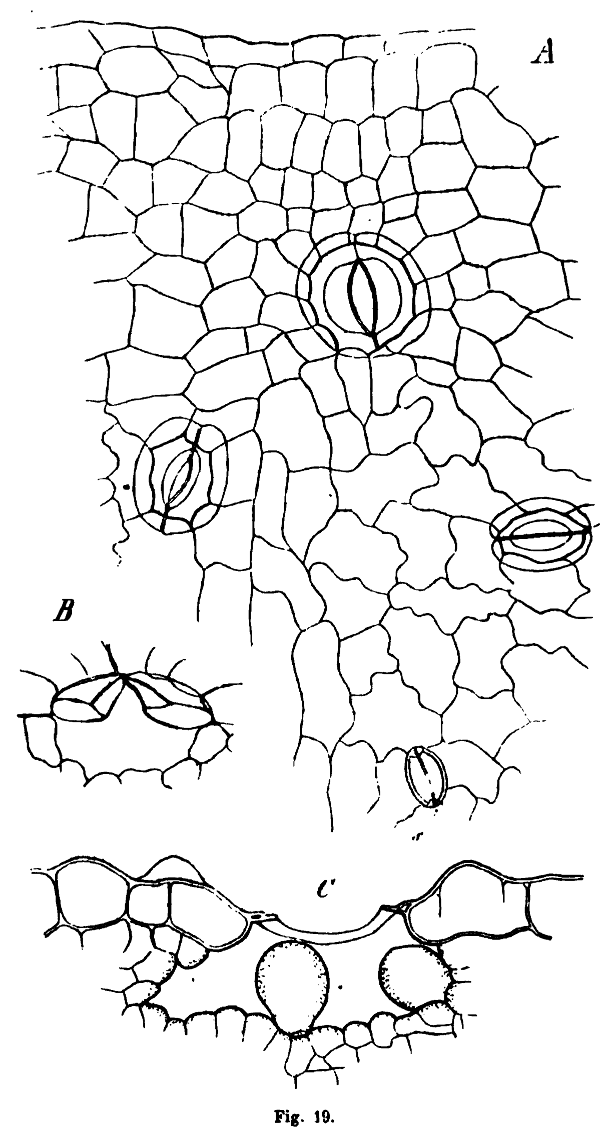


Fig. 19.

Fig. 19. Tropaeolum Lobbianum, obere Blattfläche. *A* (150) Epidermis vom Rande, über einem starken Gefässbündelende, mit 3 grossen Wasserspalten. *s* Luftspalte. *B*, *C* senkrechte Durchschnitte durch Wasserspalten und ihre nächste Umgebung (250). In *C* sind

1) Filices horti Lipsiensis p. 9. 10.
2) Bot. Ztg. 1869, p. 883.
3) Ibidem und 1870, p. 841.
4) Bot. Ztg. 1871, p. 479.
5) Duchartre, Ann. sc. nat. Sér. 4, T. XII, p. 264, pl. 17.
6) E. de la Rue, Bot. Ztg. 1866, p. 321.
7) Mettenius, l. c.

mus campestris, Carya amara, Crataegus coccinea, Helleborus niger, Geranium macrorrhizum; von 6—8 bei Crepis sibirica, Helenium autumnale, Verbesina virginica; in ohngefähr derselben, nicht näher bestimmten Zahl ebenda bei Hieracium sabaudum, Eupatorium verticillatum, Platanus occidentalis, Corylus Avellana, Claytonia linoides, Escallonia spec., Aralia racemosa, Ferula tingitana. Eine reichzählige Gruppe von Poren findet sich an der gleichen Stelle bei Tommasinia verticillaris, Archangelica officinalis, Smyrnium perfoliatum, Heracleum flavescens, Eryngium planum u. a. Umbelliferen, Cerastium glabratum. Geum agrimonioides, Aremonia, Potentilla Thuringiaca u. a. Spec., Alchemilla vulgaris, Ranunculus lanuginosus u. a. Spec., Physostegia virginica, Lycopus exaltatus, Hieracium, Pilosella, denticulatum (Blattspitze), Rudbeckia speciosa, Senecio vulgaris u. a. Compositen. Valeriana Phu., Brassica spec. etc. Bei genannten Beispielen hat die Blattoberseite auch Luftspalten. Galium Mollugo und Rubia tinctorum haben auf der Oberseite so gut wie keine Luftspalten, an der Spitze eine Gruppe von Wasserporen.

Bei Papaver orientale, somniferum u. a. Sp. liegen an den Blattzähnen in einer kleinen kapuzenförmigen Vertiefung der Unterseite je zwei bis drei grosse Poren. —

Tropaeolum majus, Lobbianum u. a. haben über jeder Nervenendigung am Rande des schildförmigen Blattes eine sehr grosse Wasserspalte, in der Nähe dieser noch 2—3 oder 4—5 (Tr. Lobbianum) etwas kleinere (Fig. 19). Die von Mettenius und Rosanoff auf der schwieligen Blattmitte angegebene fand ich nicht. — Nelumbium speciosum hat an letztbezeichneter Stelle eine Gruppe von mehreren Poren.

Unter den submersen Wasserpflanzen kennt man durch Borodin bei Callitriche verna einen grossen offenen Porus über dem Gefässbündelende an der Oberseite der Blattspitze. Bei der Callitriche autumnalis liegt an derselben Stelle am jungen Blatte eine Gruppe von 3—8 offenen Stomata; am erwachsenen Blatte gehen die Schliesszellen derselben zu Grunde, so dass eine weite Lücke in der Epidermis bleibt. Auch bei Callitriche verna tritt am älteren Blatte diese Erscheinung auf; ich fand jedoch an Monate alten Blättern die Schliesszellen noch intact. Ganz ähnlich wie bei Callitriche autumnalis verhält sich die Blattspitze von Hippuris (Borodin). An den Lappen der jungen untergetauchten Blätter von Ranunculus aquatilis, divaricatus, Hottonia palustris fand Askenasy[1]) einige Spaltöffnungen, welche vor völligem Auswachsen des Blattes mit der ganzen Spitze absterben; ob dieselben in die hier behandelte Kategorie gehören, ist fraglich.

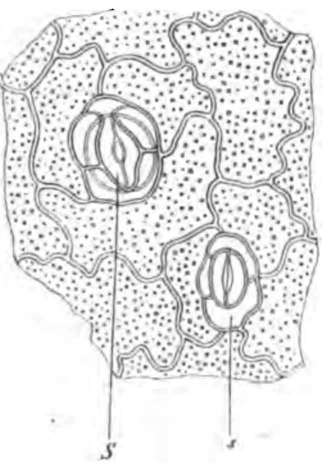


Fig. 20.

Wasserporen mit kurzen Spalten sind bekannt für eine Anzahl Arten von Crassula und Rochea, viele mit Grübchen auf den Blättern versehene Saxifraga- und Ficus-Arten.

Die Blätter genannter Crassuleen[2]) haben für das blosse Auge deutlich sichtbare runde Fleckchen oder Grübchen, entweder über beide Flächen (Crassula portulacea Lam., arborescens, cultrata. tetragona, lactea oder nur über die Oberseite zerstreut (C. cordata, perforata), oder nur dicht innerhalb des Blattrandes eine Reihe bildend, entweder auf beiden Flächen (C. lactea, ericoides, Rochea coccinea), oder nur auf der unteren (C. lycopodioides L., C. spathulata, bei letzterer je eins unter dem Einschnitte zwischen 2 Kerbzähnen). Eine Gefässbündelendigung erstreckt sich unter die das Grübchen bekleidende Epidermis. Zwischen den kleinen und zarten Zellen dieser zer-

einige der die weite Athemhöhle umgebenden Zellen zu grossen in jene ragenden Papillen ausgewachsen. —

Fig. 20. Rochea coccinea, Epidermisstückchen vom Blattrande. *S* Wasserspalte, *s* Luftspalte, mit Nebenzellen. Die zerstreuten Punkte sind warzenförmige Vorsprünge der Aussenwände.

1) Bot. Ztg. 1870, p. 235. 2) Magnus. l. c.

streut, liegen bei den meisten Arten mehrere (5—8, bei C. lactea bis 25) kurzspaltige Stomata, welche **kleiner** sind als die Luftspalten desselben Blattes. Bei C. perforata und Rochea coccinea (Fig. 20, vgl. auch unten Cap. VIII.) besteht das ganze Grübchen aus **einer** die Luftspalten an Grösse **übertreffenden**, etwas eingesenkten Spaltöffnung. Die Luftspalten sind bei den meisten Arten reichlich zwischen den grossen Zellen der Epidermis beider Blattflächen vorhanden; bei Cr. cordata fehlen sie auf der allein die Grübchen führenden Oberseite.

Die Blätter der Saxifragen aus der Abtheilung Euaizonia haben an den Kerben ihres Randes, die der Abtheilung Kabschia Engl. und Porphyrion auf der Oberseite Grübchen, in welchen stets oder wenigstens in der Jugend des Blattes Kalk ausgeschieden wird. Der Boden derselben, gegen welchen ein Gefässbündelende läuft, ist den Crassula-Flecken gleich gebaut, zarte und kleinzellige Epidermis mit zwei (S. crustata), 2—4 (Sax. Aizoon, longifolia, Rocheliana) grossen Stomata, oder eine grosse, den Boden des Grübchens bildende Spaltöffnung (S. retusa, oppositifolia, caesia).

Die Grübchen auf der Blattoberseite einiger Ficusarten (F. neriifolia, diversifolia, Porteana, Cooperi, eriobotryoides, leucosticta u. a.) haben wesentlich dieselbe Structur wie bei Crassula.

Als hinsichtlich des Baues zweifelhaft und noch weiterer Untersuchung bedürftig seien hier anhangsweise die Oeffnungen erwähnt, welche Trécul[1]) auf grössern Stacheln an Blattrippen und -Stiel der Victoria regia beschreibt. Diese Stacheln enthalten ein unter ihrer Spitze endigendes Gefässbündelästchen und auf der Spitze selbst befindet sich ein Grübchen mit einer runden Oeffnung (ostiole).

Schliesslich ist unter Hinweisung auf spätere Capitel darauf aufmerksam zu machen, dass Ausscheidung von Wasser oder Kalklösungen über Gefässbündelenden nicht immer an die Gegenwart von Wasserporen gebunden ist.

§ 9. Andere **Lücken** der Epidermis als Spaltöffnungen und aus diesen hervorgegangene kommen normaler Weise nur in seltenen Ausnahmefällen vor. Im Anschluss an die Wasserporen können hier zuerst genannt werden die Risse, welche an den Blattspitzen von Gräsern (Keimpflanzen von Zea, Secale, Triticum etc.) regelmässig auftreten und aus welchen Wassertropfen ausgepresst werden. Sie entstehen durch unregelmässiges Einreissen der anfangs kapuzenförmigen Spitze des Blattes, wenn dieses mit seiner Entfaltung sich flach ausbreitet. Lücken anderer Art kommen, wie Milde und Kny[2]) fanden, auf dem Mittelstück der geflügelten Blattbasis von Osmunda regalis, cinnamomea, Claytoniana, Todea rivularis und an der Lingula der Blattbasis von Isoëtes lacustris vor. Die undulirten Seitenwände der Epidermiszellen lassen Intercellularräume zwischen sich, welche in der Flächenansicht elliptisch oder kreisrund und manchmal so gross wie die Zellen selbst sind. Ihre Vertheilung ist unregelmässig; manchmal zahlreiche nahe bei einander, selbst 2 zwischen 2 Zellen, manchmal mehrere Zellen weit keine. Sie gehen durch die ganze Höhe der Epidermis und münden in die darunter befindlichen Intercellulargänge. Sie sind erfüllt entweder von Luft oder von farbloser Gallerte unbekannten Ursprungs.

Sonstige, den Spaltöffnungen nicht zugehörige Lücken der Epidermis sind nicht anzuführen, nachdem frühere Irrthümer über Salvinia und Azolla berichtigt, die vermeintlichen, noch bei Unger[3]) reproducirten runden Poren der Pleurothallideen als eingesenkte Haarinsertionen erwiesen sind[4]), und Luerssen neuerlichst gezeigt hat, dass die grossen, schon

1) Ann. sc. nat. 4. Sér. I, 156, pl. 13, Fig. 10.
2) Milde, Monogr. Generis Osmundae, p. 86.
3) Anat. u. Physiol. 194.
4) Meyen, in Wiegmann's Archiv. 1837, I, 419; Schleiden, ebendas. 1838, I; Beitr. p. 5.

dem blossen Auge sichtbaren Poren des Blattes von Kaulfussia typische Stomata sind, von bedeutender Grösse, weiter Oeffnung, mit collabirenden Schliesszellen und umgeben von 2—3 Ringgürteln von Nebenzellen. [1])

§ 10. Haarbildungen (Trichome, Oberhaut-Anhänge) werden bei den uns beschäftigenden Pflanzen die (nicht den Zellwänden allein angehörenden) über die Aussenfläche der Epidermis vortretenden Auswüchse genannt, welche von den Zellen der Epidermis entspringen und aus denselben entstehen.

Als typische Formen der Haargebilde können unterschieden werden Blasen (Papulae); Haare (Pili, Setae); Schuppen (Squamae, Lepides, auch Paleae) und Zotten (Villi); Hautwarzen und Hautstacheln. Diese Formen sind charakterisirt durch einfache, nach ihren dem Sprachgebrauch des gewöhnlichen Lebens entlehnten Bezeichnungen meist selbstverständliche Gestaltverhältnisse und durch ebenso einfache Structurunterschiede: Blasen isodiametrische, meist einzellige Körper; Haare schlauch- oder fadenförmige Körper, einzellig oder Zellreihe, unverzweigt oder verästelt; Schuppen flache, häutige Gebilde, immer aus vielen, entweder in eine oder in mehrere Schichten geordneten Zellen bestehend; Zotten fadenförmige, aus 2 bis vielen Schichten resp. Reihen von Zellen bestehende Körper; Hautwarzen und Stacheln ebenso gebaut, aber nicht fadenförmig, sondern massig, derb, die Warzen stumpf, die Stacheln spitz. Intermediäre Formen und Combinationen der typischen sind häufig, sie lassen sich nach diesen nöthigenfalls leicht bezeichnen.

Man kann an jedem Haargebilde unterscheiden den Körper und den Fuss. Ersterer ist das über die Epidermisfläche nach aussen vorstehende Stück; der Fuss der innerhalb jener befindliche Theil, an Gestalt den Epidermiszellen selten gleich, zumal an Höhe dieselben häufig übertreffend, nicht selten tief unter die Innenfläche der Epidermis, in subepidermale Gewebe hineinragend.

Die Epidermiszellen, welche den Fuss umgeben, können den nicht an Haare grenzenden gleich sein; sehr oft sind sie von diesen verschieden, als Nebenzellen des Haares zu bezeichnen. Unter den mannichfachen hier vorkommenden Formen kehrt besonders häufig wieder ein den Haarfuss ring- oder rosettenartig umgebender Gürtel von Nebenzellen (Fig. 21, *B*).

Bei vielen Haaren springt rings um den Fuss oder unter diesem das subepidermale Gewebe, von Epidermis bedeckt, nach aussen vor, so dass der Fuss von einer Emergenz jenes Gewebes getragen wird. Dieselbe kann auf eine leichte Vortreibung beschränkt bleiben, welcher das Haar als seinem bulbus aufsitzt, oder auf einen schmalen, stielartigen Fortsatz, welcher bei vielreihigen Zotten vom Haare selbst schwer zu unterscheiden ist; auf der anderen Seite aber beträchtliche Dimensionen annehmen, wie bei den auf ihrem Scheitel ein Haar tragenden Stacheln von Dipsacus [2]), Solanum-Arten etc. oder den gefranzten Schuppen von Begonia manicata [3]).

Das gegentheilige Verhalten, der Ursprung eines Haares in einer mehr

1) De Vriese et Harting, Monogr. des Marattiacées, p. 14, Taf. V, D. — Luerssen, Bot. Ztg. 1873, No. 40.

2) Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, 281.

3) Vgl. Weiss, in Schr. d. zoolog.-bot. Vereins. Wien 1858.

oder minder tief grubigen Einsenkung der Oberfläche ist nicht minder verbreitet.

Kleine Haare überragen nicht immer den Rand der Einsenkung, in welcher sie stehen. Sie füllen dieselbe ganz oder selbst nur theilweise aus, wie die an den Blättern von Pleurothallideen (Pleurothallis, Stelis, Physosiphon, Nephelaphyllum, Octomeria), welche (vgl. pag. 57) von Meyen irrthümlich für Lücken der Epidermis beschrieben wurden.

Die Richtung des Haarkörpers zur tragenden Fläche wechselt aufs mannichfachste zwischen der rechtwinklig abstehenden und parallel-anliegenden.

Die Haarbildungen einer und derselben Fläche sind in den seltneren Fällen, abgesehen von geringfügigen individuellen Differenzen, alle unter einander gleich. Beispiele alle bekannten Fälle der Wurzelhaare, Laub der Elaeagneen, Bromeliaceen, Laub und Stengel von Convolvulus Cneorum etc. Weit häufiger trägt eine und dieselbe Fläche Haare verschiedener Eigenschaften, zweierlei bis fünferlei, oft dicht bei einander. Vgl. Fig. 21.

Sieht man von den mit sehr wenigen Ausnahmen (Elodea, Lemna, Ophioglosseen) allverbreiteten Wurzelhaaren und von den hier nicht näher zu berücksichtigenden Fortpflanzungsorganen ab, so sind wenige Familien durch völlige oder fast völlige Abwesenheit der Haarbildungen ausgezeichnet, wie die Equiseten, die Coniferen, die Potameen, Lemnaceen.

Den meisten Genera und Species kommen sie, allerdings in sehr verschiedenem Maasse, zu.

Verschiedene vegetative Anpassung bestimmt die An- oder Abwesenheit von Haarbildungen nicht, sie kommen bei jeglicher Anpassung vor, auch bei submersen Arten, wie Callitriche, Nymphaea, Ranunculus-Species. Dagegen scheint allerdings ihre Zahl und Ausbildung durch die Beschaffenheit der Umgebung beeinflusst zu werden, wie die Wahrnehmung andeutet, dass bei verwandten Arten und bei Individuen der gleichen Art die Behaarung zunimmt, mit der »Besonnung, Trockenheit, Luftigkeit« des Standorts. Für eine bestimmte Aussage hierüber fehlt es jedoch an sicheren Grundlagen.

In Bezug auf die Vertheilung der einzelnen Haarformen auf Familien und Genera verhält es sich ähnlich wie etwa für die Formen der Laubblätter. Einerseits grosse Uebereinstimmung der meisten einer Familie angehörenden Species und Genera, wenigstens in Bezug auf eine charakteristische Haarform, so dass man z. B. reden kann von den Borstenhaaren der Borragineen, den kurzen (Drüsen-) Kopfhaaren und -Schuppen der Labiaten, den Sternhaaren der Cruciferen, den Büschelhaaren der Malvaceen, den vielreihigen Zotten der Melastomeen, von den neben den Kopfhärchen vorhandenen zierlich verzweigten Haaren der Gattung Lavandula, den dreierlei charakteristischen Haarformen der (meisten) Hieracien u. a. m. Andrerseits in natürlichen Familien (z. B. Compositae, Labiatae) und selbst Genera (z. B. Solanum) die verschiedenartigsten, einander ausschliessenden Formen; oder eine charakteristische bestimmte Haarform wiederkehrend auf den gleichnamigen Theilen in weit auseinanderstehenden Genera und Familien, wie die Brennhaare auf dem Laub von Urticeen und Loaseen, die schildförmigen Sternhaare oder Schuppen auf dem von Oleaceen, Elaeagneen, Solanum-, Croton-, Bromeliaceen- und Farn-

species; die spindelförmigen, mit der Mitte ansitzenden, fast angedrückten Haare von Malpighiaceen und Cruciferen u. a. m.

Die Entwicklung der Haargebilde, auch der mehr- und vielzelligen, geht in den sicher beobachteten Fällen immer von einer Epidermiszelle als Initialzelle aus, welche sich über die Aussenfläche der umgebenden vorwölbt. Der innerhalb letzterer Fläche gelegene Theil wird zum Fusse, der vorgewölbte wächst zum Körper des Haares heran; und zwar erfolgt das Wachsthum, je nach dem Einzelfalle, auf das Haar bezogen, acropetal oder basipetal fortschreitend oder intercalar (Rauter). Dass bei mehr als einzelligen Formen mit dem Wachsthum Zelltheilungen verbunden und die successiven Scheidewände für jeden Fall in bestimmter Zahl und Stellung vorhanden sind, dass von den successiven Theilungen und der nach ihrer Vollendung eintretenden Vergrösserung der angelegten Zellen die definitive Gestalt und Gliederung abhängen, ist selbstverständlich. Bei zwei- bis vielreihigen Zotten, Schuppen u. s. w., deren Zellreihen sich in den Fuss fortsetzen, in diesem also aus zwei bis vielen neben einander in der Epidermis stehenden Zellen bestehen, z. B. Hieracium aurantiacum und Verwandte, beginnt die Theilung der Initialzelle senkrecht zur Epidermisfläche fast gleichzeitig mit oder doch sehr rasch nach dem Vortreten des Körpers nach aussen. Die Entwicklung der ein Haargebilde tragenden Emergenz, durch locales Wachsthum des subepidermalen Meristems und der die Haarinitiale umgebenden Epidermiszellen, beginnt später als die Anlegung des Haares selbst.

Die Anlegung der Haargebilde beginnt an Stengel und Blatt in sehr frühem Jugendzustande, an ersterem jedoch der (nicht ausnahmslosen) Regel nach nicht oberhalb der Insertionsstelle der jüngsten Blattanlage.[1]) Ihr Anfang fällt auf der gleichen Fläche in einen frühern Entwicklungsabschnitt, als der der Spaltöffnungsanlegung. »Die Entstehungsfolge der Haargebilde richtet sich nach der Entwicklung des sie tragenden Pflanzentheils, jedoch nicht mit solcher Strenge, dass die Haare in der Reihenfolge ihres Erscheinens genau nach der Richtung des fortschreitenden Wachsthums des sie tragenden Blattes sich ordneten. Nicht selten sprossen zwischen bereits angelegten Haargebilden neue hervor«. Die meisten Haargebilde erreichen auf genannten Theilen auch ihre volle Ausbildung mit oder schon vor Vollendung der Knospenentfaltung. Die dichte Bedeckung mit Haaren, Schuppen, Zotten im Knospenzustande ist allbekannt. Mit der Entfaltung aus dem Knospenzustande nimmt die Dichte der Bedeckung ab, theils in Folge des Auseinanderrückens der bleibenden Haare auf der sich vergrössernden Oberfläche; anderntheils aber dadurch, dass in der Knospe vorhandene mit der Entfaltung zu Grunde gehen, an dem entfalteten Theile nur Rudimente oder kaum diese zurücklassend[2]). Selbst Theile, welche nach der Entfaltung völlig kahl sind, können in der Knospe behaart sein, z. B. die Blätter von Ficus elastica[3]) (vgl. Fig. 18 *A*, p. 47).

Es ist hiernach zu unterscheiden zwischen vergänglichen, transitorischen, der Knospe eigenen Haarbildungen und persistenten. Bei

1) Vgl. über diesen hier nicht näher zu erörternden Gegenstand: Hofmeister, Bd. I dieses Handb. p. 411, 545, u. Rauter, Entwickl. einig. Trichomgebilde, p. 33.

2) Vgl. Hanstein, Bot. Ztg. 1867, p. 697 ff.

3) Schacht, Abhandl. d. Senckenbergischen Gesellsch. I.

letzteren wiederum, wie unten (§ 13) gezeigt werden wird, zwischen solchen, welche lebend, und anderen, welche vertrocknet persistiren.

Bei den Wurzeln findet ein von dem beschriebenen verschiedenes Verhalten statt. Es ist ausnahmslose Regel, dass hier die Haare immer an dem Stück auftreten, welches seine Entfaltung, d. h. Längsstreckung, abzuschliessen im Begriffe steht.

Die obigen Sätze sollen für die anatomische Betrachtung der Gliederung der Haargebilde die allgemeinen Gesichtspunkte angeben. Unter diese ordnet sich ein an Einzelheiten überreiches Material, welches Gegenstand vieler Arbeiten war und daher eine gewaltige Literatur aufzuweisen hat; aus älterer[1]) Zeit vorwiegend die Formen, Gliederung und die uns hier nicht beschäftigenden Functionen der Haare betreffend, aus neuerer und neuester[2]) entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen in den Vordergrund stellend. Ich gebe unten für die Zeit bis 1867 nur die Hauptarbeiten an und verweise für die vollständige Aufzählung auf die citirten Arbeiten, zumal Weiss und Martinet.

Den vielerlei Thatsachen und Meinungen gegenüber handelt es sich zunächst darum, festzustellen, was man unter Haarbildungen oder Trichomen zu verstehen hat. Zweierlei Meinungen stehen da gegen einander. Die Einen nennen nur der Epidermis — in dem § 1 bezeichneten Sinne — angehörende und aus ihr hervorgehende Auswüchse mit diesem Namen; die andern alle an der Pflanze vortretenden, charakteristisch geformten Vorsprünge, auf welche sich nicht die Begriffe oder die traditionellen Bezeichnungen Stengel, Blatt, Wurzel anwenden lassen, gleichgültig ob diese Vorsprünge der Epidermis allein angehören, oder ob sich an ihnen die subepidermalen Zellen, oder mit diesen auch das Gefässbündelsystem betheiligen. So die Stacheln der Rosen, der Smilax-, Solanum-Arten, der Stechapfelfrucht u. a. m. Der Grund für letztere Ansicht scheint mir weniger in den zu beobachtenden, als in der geschichtlichen Thatsache zu liegen, dass Auswüchse wie Stacheln und Warzen früherhin den Haarbildungen zugezählt wurden, weil man sie für zur Epidermis gehörig hielt[3]). Geht man von dieser für die meisten Fälle jetzt als irrig erwiesenen Anschauung ab, so muss auch der Begriff Trichom eingeschränkt und von ihm ausgeschlossen werden alle Vorsprünge, welche mehr als Epidermis in sich aufnehmen. Andernfalls würde vollkommen unnöthige Verwirrung in wohlbegründete Anschauungen und Beziehungen gebracht, denn so gut wie die sämmtlichen Vorsprünge der Stengel- oder Blattoberfläche müsste man auch die des Blattrandes, d. h. sämmtliche Blattzähne den Trichomen zurechnen. Hält man sich an die klar vorliegenden anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, so kommt man einfach auf die hier gegebene Be-

1) Guettard, Mémoires sur les glandes des plantes etc. 11 Abhandl. in den Mémoires de l'Acad. Royale des Sciences. Paris 1745—1759. Zusammen 560 Quartseiten. Vgl. A. Weiss, l. c. — F. v. P. Schrank, Von den Nebengefässen d. Pflanzen. Halle 1794. 8⁰. mit 3 Tafeln. — Rudolphi, Anatomie, p. 117ff. — P. de Candolle, Organographie végétale, I, p. 108. — B. Eble, Die Lehre von den Haaren in der gesammten organ. Natur. Bd. I. Wien 1831. (Mir nur aus Referaten bekannt). — Meyen, Secretionsorgane d. Pflanzen. Berl. 1837. — Physiologie Bd. I u. II (1838—1839). — Bahrdt, de pilis plantarum. Diss. inaug. Bonn 1849. — A. Weiss, Die Pflanzenhaare (Abdr. aus Karsten's Botan. Untersuchungen, Bd. I.). 306 Seiten, 13 Taf. 8⁰.

2) Hanstein, Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Ztg. 1868. — J. Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Wien 1871. Mit IX Tafeln. (Aus Denkschr. d. Wiener Acad. Bd. XXXI). — J. Martinet, Organes de sécrétion des végétaux. Ann. Sc. nat. 5e Série, Tom. 14 (1872) p. 91—232, pl. —21. — O. Uhlworm, Beitr. z. Entw. der Trichome. Bot. Ztg. 1873. — Hierher auch: N. Kauffmann, Ueber die Natur der Stacheln. Bullet. sc. nat. de Moscou. Tom. XXXII, p. 301 1859). Warming, Sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé. (Abdr. aus Kopenhagen. Videnskab. Meddelelser) Copenhague 1873. — C. Delbrouck, Ueber Stacheln und Dornen. Diss. Bonn 1873. — S. Suckow, Ueber Pflanzenstacheln etc. Diss. Breslau 1873. —

3) Vgl. z. B. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, 271. Unger, Anat. u. Physiol. 188.

stimmung des Begriffs Haargebilde oder Trichom = Epidermisauswuchs, und die Unterscheidung desselben von den Auswüchsen, an welchen mehr als Epidermis betheiligt ist und für welche der von Sachs (Lehrb. p. 164) vorgeschlagene Ausdruck Emergenzen passend ist.

Die Unterscheidung zwischen Haar und eigenartig gestalteter Epidermiszelle mag für manchen Einzelfall ihre Schwierigkeiten haben, z. B. in der Gattung Mesembryanthemum, wo in der Epidermis zerstreute grössere Zellen bei M. crystallinum als gewaltige Blasen nach aussen vorspringen, bei anderen Arten kaum über die Fläche vortreten. Es ist aber auch gleichgültig, ob man so oder anders sagt. Den von Uhlworm (l. c. Fig. 28—30) für Gunnera scabra dargestellten Fall von Warzen, welche von einem aus senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen bestehenden Epidermisstück bedeckt werden, kann man bezeichnen, wie so eben geschehen ist, oder man kann von einer Gruppe seitlich vereinigter prismatischer, einzelliger Haare reden, oder man kann (mit Uhlworm) das ganze Epidermisstück ein vielzelliges Trichom nennen, welches alsdann eine Ausnahme bildet von der Regel des Hervorgehens jedes Trichoms aus einer Initialzelle.

Die oben aufgestellten Hauptformen der Haargebilde lassen sich, wenn man, wie bei jeder Aufstellung von Typen nothwendig ist, von den scharf charakterisirten Formen ausgeht, nach ihrer Gliederung leicht sondern und meist auch ohne sehr genaue Untersuchung nach »Habitus, Consistenz« leicht unterscheiden, ihre Unterscheidung empfiehlt sich daher auch für die Systematik, welche bisher diese Verhältnisse weniger benutzt hat, als ihr wohl nützlich wäre. An intermediären Formen fehlt es daneben freilich nicht, dieselben lassen sich aber den Typen leicht unterordnen oder anreihen; welchem ist dabei für den Einzelfall oft gleichgültig und wird durch Zweckmässigkeitsrücksichten bestimmt; man kann z. B. die flachen horizontalen Anhänge der Elaeagneen oder des Polypodium Lingua eben so gut sternförmig verzweigte, vielzellige Haare wie sternförmige Schuppen nennen; oder ein Kopfhaar mit grossem vielgliedrigem Kopfe eben so gut eine langgestielte Schuppe resp. Hautwarze.

Innerhalb der Hauptrubriken sind die Einzelformen, was Gestalt, specielle Gliederung, Richtung etc. betrifft, unglaublich mannichfaltig. Ihre detaillirte Beschreibung ist Gegenstand der speciellsten Systematik und ihre ins Einzelne gehende Classification, wenn sie auch zu Guettard's und Schrank's Zeiten Bedeutung haben mochte, würde dermalen müssige Spielerei sein. Hier seien daher nur wenige Details und einige Abbildungen (Fig. 21 zur Exemplification der Hauptformen gegeben und für weitere auf die angegebene Literatur oder auf jede beliebige Handvoll Pflanzen verwiesen.

I. **Haare**: gestreckte Zellen oder Zellreihen, unverästelt oder verzweigt. Freie Enden nicht erheblich verbreitert oder conisch verschmälert: Fadenförmige und conische Haare; oder aber kopfig verbreitert: Kopfhaare (Pili capitati). In letzterem Falle ist der Kopf oft als Zellfläche oder Zellkörper gegliedert, also Uebergänge zu Hauptform II und III vorhanden und nach Zweckmässigkeit zu bezeichnen.

1) Fadenförmige und conische Haare.

a) Einzellige unverzweigte hieher gehörende Formen kommen zu Stande, indem sich eine Epidermiszelle mit ihrer ganzen Aussenwand oder einem Theile dieser zu cylindrischer oder conischer Aussackung über die benachbarte Fläche vorwölbt. Das ganze Haar ist eine Zelle, von der ein schlauchförmiges, verschieden grosses Stück als Körper vorsteht, das andere als Fuss in der Epidermis sitzt.

Hieher gehören sämmtliche Wurzelhaare. Sie sind in den meisten Fällen partielle Aussackungen der Aussenwand einer Epidermiszelle, bei freier Entwicklung stumpf-cylindrisch, bei Application an die festen Bodentheilchen unregelmässige Krümmungen und Gestalten annehmend, [1]) ausnahmsweise verzweigt (bei Brassica Napus von Sachs beobachtet. Lehrb. 3. Aufl. p. 88), oder zu zweien von einer Epidermiszelle entspringend. Nur bei Lycopodium [2]) sind an der Wurzel besondere Haarzellen von den übrigen Epidermiszellen unterschieden. Von vielen der ursprünglich vorhandenen gleichartigen polyedrischen Zellen wird ein Stück des grundsichtigen Endes durch eine schiefe Wand als kleine Zelle abgetrennt, diese theilt sich weiter in 2—4 Zellen, deren jede zu einem Haare auswächst.

1) Sachs, Exp. Physiol. p. 186.
2) Nägeli u. Leitgeb, Bau und Wachsthum der Wurzeln, p. 124.

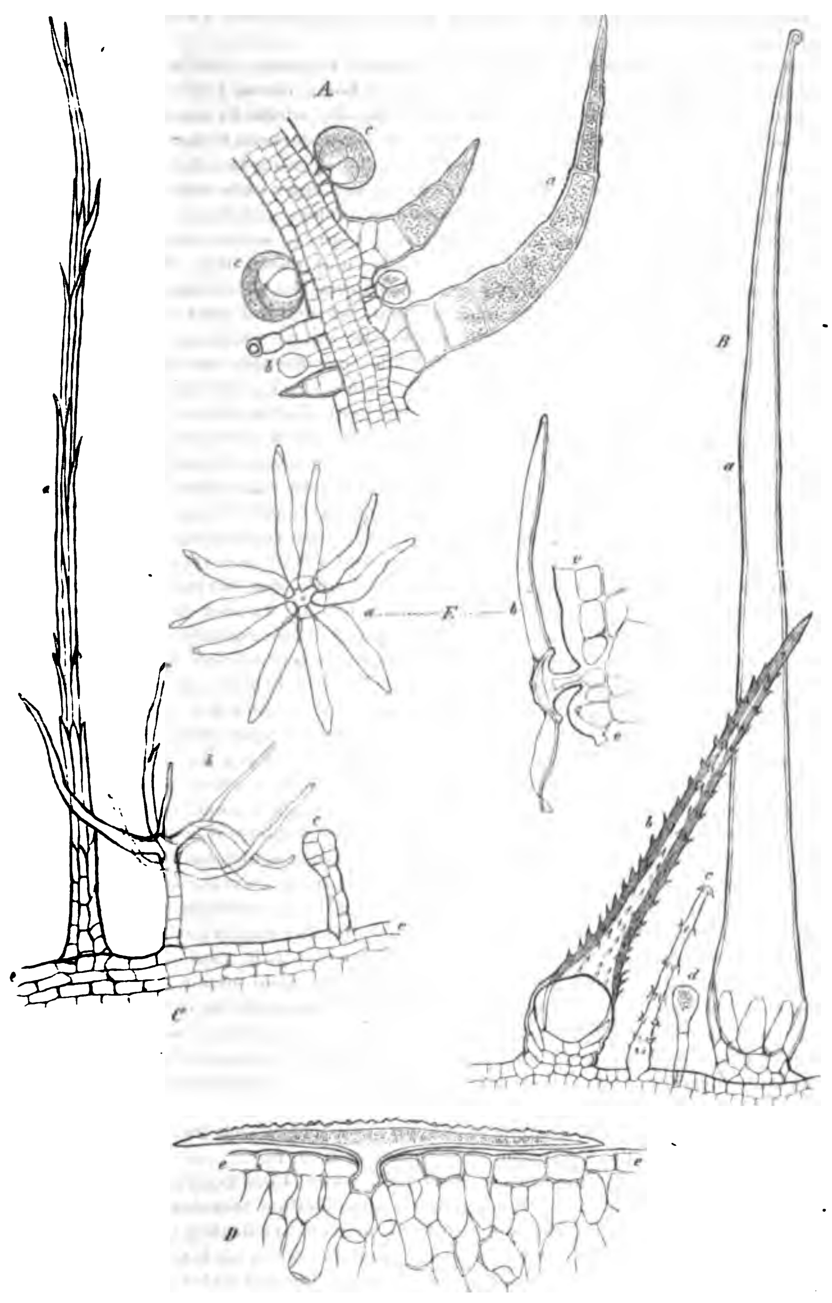


Fig. 21.

Fig. 21. **Beispiele von Haarformen.** *A* Querschnitt durch ein junges Blatt von Plectranus fruticosus. *a* conische vielzellige Haare; *b* kleines Kopfhaar; *c* kurze, drüsige Kopfhaare 50. — *B*. Cajophora lateritia, Querschnitt durch den Fruchtknoten. Erklärung im Texte 50. *C*. Hieracium piliferum, Blatt, Längsschnitt, *a* fadenförmige, *c* kurze kopfige Zotte, *b*

die Haare stehen daher an der fertigen Wurzel gruppenweise zwischen den gestreckten Epidermiszellen.

An dem Laube finden sich unzählige weitere Beispiele. Als bemerkenswerthe Form seien hervorgehoben die conischen Haare vieler Borragineen, Loaseen (Fig. 21 *B*), Hydrophylleen (Wigandia), Urticeen, mancher Cruciferen Biscutella, Draba aizoides, Sinapis, Brassica spec.), von Iatropha urens, napaeifolia. Bei den stärkern hieher gehörenden Formen, mögen sie brennen oder nicht, ist das Fussstück des conischen Haares blasig auf- und in die Umgebung eingetrieben, alsdann auch meist von einer mehr oder minder vorspringenden Emergenz getragen und von einer Rosette besonders gestalteter Nebenzellen umringt. Einzelne solcher Haare (Loasa, Nesseln, Iatropha spec.), welche dann in der Regel durch eine knopfförmige Abrundung des obern Endes und durch ihre Wand- und Inhaltsbeschaffenheit (§ 13), nicht aber durch weitere anatomische Eigenthümlichkeiten des Haares selbst oder seiner Umgebung ausgezeichnet sind, werden mit dem Namen Brennhaare (Stimuli) bezeichnet. Siehe die Abbildungen bei Meyen, Secretionsorgane, Weiss, Martinet, Rauter, die mehr oder minder gelungenen Bilder des Brennnessel-Haares in den meisten Lehrbüchern. Besonders mannichfaltig finden sich hierher gehörende Formen bei Loaseen (Loasa bryoniaefolia, Cajophora lateritia). Auf dem Laub und den Fruchtknoten letzterer (Meyen. l. c. Tab. VIII, *B* in umstehender Figur 21) sitzen zweierlei von niederen Emergenzen getragene, an ihrem blasigen Grunde von Nebenzellen umringte conische Haare: lange, glatte, stumpfe Brennhaare (*a*), und kürzere zur Oberfläche schräg geneigte spitze, mit derber Wand und zahlreichen Wirteln kurzer, aufwärts gerichteter Spitzchen (*b*); sodann drittens kleine schmale Haare mit einem Kranze rückwärtsgerichteter Stachelchen an ihrem stumpfen Ende und mehreren solchen an der Seite, mit verschmälertem Fussstück in der Epidermisfläche stehend (*c*); viertens endlich kleine, zwei- bis mehrzellige Kopfhaare (*d*).

Einzellige verzweigte Haare können schon die zweiten für Cajophora beschriebenen (*b*, auch *c* Fig. 21) genannt werden, in sofern die Spitzchen oder Häkchen kurze Aeste sind. Uebergänge von den unverästelten zu den verzweigten finden sich bei Cruciferen, indem bei Draba aizoides, Dr. hispanica Boiss. neben den oben genannten einfach-conischen solche vorkommen, welche bei sonst ganz gleicher Beschaffenheit einmal spitzwinkelig gegabelt sind. Reicher gegabelte Formen, mit mancherlei Complicationen und Modificationen sind für das Laub der meisten Cruciferen die vorherrschenden, wo nicht ausschliesslich vorhandenen. Von dem erweiterten Fussstücke erhebt sich der Körper dieser einzelligen Gabelhaare, um sich nach kurzem ungetheiltem Verlauf in 2—4 divergirende gleiche Aeste zu theilen, die ihrerseits wiederholt gegabelt sein können — manchmal, wie bei Matthiola arborescens mit wickelartig ungleicher Förderung der successiven Gabelzweige. Bei den filzig anzufühlenden Formen, wie Farsetia incana, Matthiola arborescens, Alyssum petraeum, Drabae spec. sind die Verästelungen von der Epidermisfläche aus schräg aufgerichtet; bei anderen parallel der Epidermis und dieser anliegend ausgebreitet in Form eines flachen Sterns: Sternhaare; z. B. Capsella bursa pastoris mit 2—4 einfachen, Alyssum petraeum mit 3—4 ein- bis zweimal dichotomen Strahlen. Theilt sich der Körper des Haares dicht über der Epidermisaussenfläche in 2 conische Schenkel, welche beide in eine der Oberfläche parallele Linie gerichtet sind, so erhält er die Gestalt einer der Epidermis parallelen und aufliegenden Spindel, welche in ihrer Mitte in den der Epidermis eingefügten Fuss übergeht. Solche, mit ihrer Längsachse in der Regel der des sie tragenden Theils parallele, anliegende Spindelhaare sind charakteristisch für Cheiranthus Cheiri (Fig. 21 *D*) Erysimum canescens, sie finden sich zwischen 3—4 strahligen Sternformen bei Capsella, Erysimum cheiranthoides u. a. m.

Aehnliche Formen kommen in anderen Familien vor: Einzellige, anliegende, sehr regelmässige Sternhaare mit spitz-conischen, kurzen, ungetheilten Strahlen z. B. auf den Blättern von Deutzia scabra, 3—6 strahlig auf der obern, meist 9—10 strahlig auf der untern Fläche.

Bei den Malpighiaceen [1]) findet sich eine ähnliche, wenn auch minder reiche Formenreihe wie bei den Cruciferen: einfach conisch-aufrechte und Gabel-, Stern- und Spindel-

mehrzelliges Haar mit unregelmässig sternförmiger Endzelle (90). *D* Cheiranthus Cheiri. Blattunterseite, Längsschnitt, Erklärung im Texte (150). *E*. Polypodium Lingua. Blattunterfläche, Sternhaar. *a* Flächenansicht (90), *b* senkrechter Durchschnitt (150).

1) A. de Jussieu, Monographie des Malpighiacées, p. 96, pl. II.

haare. Die aufrechten Gabelhaare sind einfach-zweischenklig mit gleichen oder sehr ungleichen Schenkeln; vielstrahlige Sternhaare kommen der Gattung Thryallis zu; besonders gross und auffallend, übrigens denen von Cheiranthus im Wesentlichen gleich gestaltet, sind bei dieser Familie die von De Candolle (Organogr., p. 103) als Malpighiaceen-Haare bezeichneten einzelligen anliegenden Spindelhaare.

Für letztgenannte Form sind ein weiterer vielbeschriebener Fall die von einer Emergenz getragenen, mit den Enden etwas hakig gekrümmten Spindelhaare (»Klimmhaare«) von Humulus Lupulus. Weiterhin nennt Weiss (l. c. p. 528) hierher gehörende anliegende Spindelhaare für »manche Galega-, Astragalus-, Acer-, Verbena-, Apocynum-Arten.«

b) Die meisten conischen und fadenförmigen Haare sind mehrzellig; im einfachsten Falle zweizellig derart, dass eine Querwand eine Fuss- und eine Körperzelle scheidet; andernfalls aus mehr, selbst zahlreichen Zellen bestehend (Fig. 21 *A a*). Was die Gestalt betrifft, so kehren hier zunächst dieselben Formen wieder, wie bei den einzelligen Haaren. Man kann selbst sagen, dass dasselbe Haar einzellig oder mehrzellig, die Querwandbildung also von untergeordneter Bedeutung sein kann; so die langen conischen Haare am Laub von Pelargonium zonale theils einzellig, theils mit 1 oder 2 Querwänden, in letzterem Falle etwas derbwandiger als im andern. Unverästelte, mehrzellige, fadenförmige und conische Haare sind wohl die häufigste überhaupt vorkommende Form. Beispiele: Laub der Cucurbitaceen, Solanum tuberosum und Verwandte, der meisten Labiaten (Stachys, Salvia, Thymus, Plectranthus u. a., aber nicht alle Genera); viele Compositen (Helianthus, Cnicus etc.), Tradescantia spec.; die colossalen bis 3 cm. langen gelbbraunen Haare der Blattbasis mehrerer Cibotium-Arten, welche als Pingawar Djambi, Pulu etc. in Handel kommen[1]) u. a. m.

Von den verästelten Formen kehren zunächst die unter den einzelligen erwähnten auch mehrzellig wieder. Haare von der Form eines T, also gestielte Spindelhaare, mit mehrzelligem Stiel und einzelligem Querbalken bei Anthemideen (Pyrethrum roseum, Tanacetum Meyerianum Sz., Artemisia Absinthium, A. camphorata, nach Weiss l. c.). Sternhaare mit einzelligem, oft etwas unregelmässigem Stern, oder auch zweien übereinander, auf mehrzelligem Stiel: Hieracium Pilosella und Verwandte (Fig. 21, *C, b*, vgl. Weiss, Rauter, l. c.). Polypodium Lingua hat gestielt-schirmförmige, sehr regelmässige Sternhaare, bei denen der Fuss, der aufrechte Stiel, das Mittelstück und jeder Strahl des Sterns je eine besondere Zelle sind (Fig. 21, *E*). Bei den Hymenophylleen[2]) finden sich mehrzellige Gabel- und Sternhaare. Von letzteren sind die kleinen Haare von Verbascum,[3]) die zierlichen gestielten Sternchen von Lavandula Stoechas zu nennen u. s. f. — Auch die kurz gestielten zwei- bis vierarmigen Haare von Utricularia[4]) und Aldrovanda[5]), bei denen jeder Arm eine stumpfe cylindrische Zelle darstellt, schliessen sich theils hier, theils an die unten zu nennenden Büschelhaare an.

Nicht gegabelte, sondern monopodial verzweigte Haare sind (wenn man von Fällen wie den bei Loasa beschriebenen absieht) wohl immer mehrzellig. So die mit zerstreuten, zum Theil wiederholt verzweigten Aesten versehenen von Nicandra physaloides (Meyen, Weiss, l. c.), Lavandula elegans, Rosmarinus officinalis (Blatt), von der Innenfläche der Knospenschuppen von Platanus (Hanstein, l. c.); die wirtelästigen an den Blättern von Lavandula vera, Verbascum-Arten (z. B. V. phlomoides, die grössern Haare). Auch die von Schleiden[6]) dargestellten, das Laub von Alternanthera spinosa bedeckenden Haare gehören hierher. Es wird nicht nur ihr unteres, dem Fuss aufsitzendes Stück aus 4—5 scheibenförmigen, über einander stehenden Zellen gebildet, sondern auch der obere reich verzweigte Theil aus so vielen Zellen aufgebaut, als er Hauptastwirtel trägt. Die Zellen werden durch stark wellig gekrümmte Querwände von einander getrennt und jede ist dicht über der sie unten abschliessenden Querwand in einen Wirtel spitzer Aeste, an der übrigen Seitenwand noch hie und da zu einem einzelnen Ast ausgesackt. Die als Alternanthera

1) Vgl. Flückiger, Pharmakognosie des Pflanzenreichs, p. 142.
2) Mettenius, die Hymenophyllaceen, p. 65.
3) Weiss, l. c., Fig. 184.
4) Meyen, l. c., Benjamin, Bot Ztg. 1848, p. 58, Schacht, Beiträge, p. 28.
5) Caspary, Bot. Ztg. 1859, 128, Taf. IV.
6) Grundz. I, 3. Aufl. p. 280.

amoena viel cultivirte Form zeigt an ihren spärlichen Haaren denselben Bau, jedoch mit nur kümmerlicher Ausbildung der Aestchen.

Die von Weiss, l. c., Fig. 76 an alten Haaren von Verbesina gigantea als Aestchen dargestellten Körper konnte ich weder bei dieser Pflanze, noch einer Gattungsverwandten wiederfinden, und vermag sie nicht unterzubringen.

Unter dem mehrfach schon genannten Namen Büschelhaare hat Weiss von den mancherlei als »Sternhaare« zusammengeworfenen Formen eine hierhergehörige zweckmässig unterschieden. Sie entsteht, indem eine Haar-Initialzelle sich durch eine Anzahl successiver, zur Epidermisfläche senkrechter Wände theilt und jede der so entstandenen Zellen nach Art eines einfachen conischen Haares auswächst, dessen Körper von den anderen divergirt, während die Fussstücke fest verbunden bleiben. Die Entstehungsgeschichte rechtfertigt, dass diese Körper hier, bei den ästigen, vielzelligen Haaren stehen nach dem fertigen Zustande könnte man ebensogut von einem Büschel divergirender einfacher Haare reden. Die Büschelhaare sitzen in der Epidermisfläche oder werden z. B filzige Solanum-Arten, wie S. marginatum, verbascifolium; Correa-Arten) von einer schmalen, stielartigen Emergenz getragen, oder auch (dann Uebergangsform) auf dem Scheitel einer mehrreihigen Zotte; so bei manchen Melastomeen (Tetrazygia elaeagnoides,[1]) discolor, angustifolia). Weitere Beispiele liefern sehr viele (alle?) Malvaceen[2] Cistineen, Marrubium unter den Labiaten, Croton-Arten, z. B. Cr. tomentosus J. Müll. Arten von Quercus, Platanus (vgl. Weiss, Rauter, l. c.). Die Einzelstrahlen eines Büschels sind in den meisten Fällen einzellig, bei Marrubium mehrzellig.

2) Kopfige Haare: Abstehende Haare der verschiedenen Formen, deren freies Ende zu einem runden oder scheibenförmigen, den Durchmesser seines Trägers meist übertreffenden Kopfe angeschwollen ist. Der Kopf kann Theil einer Zelle, resp. des einzelligen Haares sein (Fig. 21 *B*, *d*; Drüsenhaar von Aspidium molle) oder er kann für sich eine Zelle darstellen (Fig. 31—34) oder 2- bis vielzellig sein, mit in mannichfaltigster Weise in eine oder in mehrere über einander stehende Schichten geordneten Zellen. Die Kopfhaare sind in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle einfach; ästige nur in der Form bekannt, dass von den Zweigenden vielästiger conischer Haare einzelne ein Köpfchen tragen (Knospenhaare von Platanus[3])). Der Stiel des Kopfes kann auf ein Minimum, auf die Gestalt einer sehr niedrigen Scheibe reducirt sein — z. B. Drüsenhaare mancher Labiaten (Pogostemon, Plectranthus, Molucella etc.; Fig. 21 *A*, *b*, *c*, 38).

Kopfige Haare kommen wohl den meisten blattbildenden Pflanzen — in der Regel neben nicht kopfigen — zu, zumal Dicotyledonen und Farnen. Sie fehlen allerdings auch manchen grossen Gruppen, z. B. (allen?) Gramineen, Cyperaceen, Palmen, den meisten Cruciferen. Es gehört zu denselben vor allem die überwiegende Mehrzahl der allverbreiteten Drüsenhaare, bei deren Betrachtung (§ 19) auf einzelne Beispiele zurückzukommen sein wird. Hier sei nur einstweilen bemerkt, dass die Drüsenhaare durch keinerlei specielle Form, sondern vielmehr durch bestimmte Eigenschaften der Zellwände charakterisirt, die Ausdrücke kopfiges- und Drüsenhaar daher nicht gleichbedeutend sind. Für manche kopfige Haare ist es zur Zeit unentschieden, ob sie die charakteristischen Eigenschaften der Drüsenhaare besitzen, weil bei der Untersuchung derselben auf die wesentlichen Momente nicht geachtet worden ist und weil sie ihrer Gliederung nach keine Verschiedenheit von den drüsentragenden zeigen. Solche mögen daher hier unberücksichtigt bleiben und nur einige hauptsächliche Beispiele von nicht drüsigen Kopfhaaren angeführt werden.

Die grösste Reihe solcher liefert wohl die Familie der Chenopodiaceen: kurze Haare mit ein- bis mehrzelligem cylindrischem Grundtheile, welcher, als Stiel, eine relativ grosse blasige Endzelle von meist runder, oft auch unregelmässiger Gestalt trägt. Sie kommen zerstreut vor auf dem Laube vieler Chenopodium- und Atriplex-Arten (z. B. Ch. album Quinoa, Atriplex hortensis[4])) zumal in der Jugend dieser Theile, später lösen sich die blasigen Endzellen leicht ab und bilden dann mit einander ein abwischbares »Mehl«. Bei anderen Chenopodiaceen, deren Laub dauernd weisse oder graue Oberfläche besitzt, stehen

1) Rudolphi, Anatomie, 113.
2) Vgl. Sachs, Lehrb. p. 44, 101.
3) Hanstein, l. c. Fig. 96.
4) Meyen, Secretionsorgane, Taf. II, Fig. 1. Weiss, l. c. p. 559, Fig. 198.

solche Haare so dicht, dass ihre (am erwachsenen Theile vertrocknenden) Endzellen zu einer lückenlosen, die Epidermis überziehenden Schicht neben- und über einander geschoben sind, und fallen nicht ab; z. B. Obione portulacoides, Atriplex rosea, A. nummularia Hort.

Nicht drüsige Kopfhaare kommen anderweit z. B. an dem Laube der Pelargonien vor. Der Blattstiel von Pelargon. zonale zeigt dicht bei einander fünferlei Haare: zweierlei spitzconische (vgl. oben S. 65), nämlich zartere, querwandlose und stärkere mit einer Querwand versehene; dann dreierlei Köpfchenhaare und zwar a) drüsige, mit kurzem, meist 2—3zelligem Stiel und grossem kugeligem einzelligem Drüsenkopf[1]), b) kurzstielige mit geneigter, schief obovaler Kopfzelle, vielleicht ebenfalls drüsig, und c) langgestreckte, auf meist dreizelligem Stiele eine grosse, ovale oder birnförmige Kopfzelle tragend, nicht drüsig (vgl. Weiss, l. c. Fig. 367). Nicht drüsige Kopfhaare mit kurzem, 1—2zelligem Stiele und rundem, aus 2 senkrecht neben einander stehenden Zellen gebildetem Kopfe sind sehr verbreitet bei den Labiaten, neben Drüsen- und conischen Haaren. Ueberhaupt scheinen sie als unscheinbare Bildungen sehr oft vorzukommen.

II. **Schuppen.** Unter den flachen, aus einer bis wenigen Zellenlagen zusammengesetzten Epidermisauswüchsen sind zweierlei Formen zu unterscheiden: schildförmige und einseitig angeheftete.

Erstere bestehen aus einem kurzen Stiel oder Fuss, der senkrecht zur Epidermisfläche steht, und einer mehr oder minder runden, schirmförmigen Scheibe, welche mit ihrer Mitte dem Stiele aufsitzt. Letzterer ist meist so kurz, dass die Scheibe fast auf der Epidermis aufliegt. Er ist entweder ganz Haarbildung, einzellig (z. B. Oleaceen) oder mehrzellig; oder an seiner Insertion aus einer kleinen Emergenz gebildet; oder (Sheperdia u. a. Elaeagneen) ganz Emergenz, d. h. die runde Schuppe sitzt ohne weiteres mit ihrer Mitte einer kurzen Emergenz auf. Die Schuppe selbst besteht aus radial geordneten Zellen oder Zellreihen, welche durch entsprechende, d. h. in Beziehung auf das Haar radial senkrechte Theilungen entstanden sind, in sehr verschiedener Zahl, vier (Jasminum) bis sehr viele. Bei sehr reichzähligen Schuppen ist die Anordnung, in Folge tangentialer Theilungen, welche zu den radialen hinzukommen, zumal im mittleren Theil oft minder regelmässig. In der Peripherie sind die Zellen meist radial haarartig ausgesackt, so dass zierliche Sternformen zu Stande kommen.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die einfacheren hieher gehörenden Formen kaum zu unterscheiden sind von Sternhaaren wie die von Polypodium Lingua (Fig. 21 *E*) Platycerium, und Kopfhaaren. Die Familien der Oleaceen und Jasmineen[2]) liefern eine besonders vollständige Formenreihe von dem 8zelligen, aus dreimaliger Radialtheilung der Initialzelle hervorgegangenen Schildchen (Syringa z. B.), oder 16zelligen (Fraxinus), bis zum 30—32zelligen Stern (Olea europaea). Weitere Fälle für hierher gehörige Formen sind die schon genannten Elaeagneen, einzelne Arten von Solanum (S. argenteum Dun. und verwandte »lepidota«), Croton (Cr. pseudo-china, nitens), Capparis Breynia, Andromeda calyculata, Myrica cerifera[3]). Ferner die Blätter und Stengel von Callitriche und Hippuris[4]), die langgestielten Schuppen auf dem Blatte von Pinguicula[5]). Grosse schildförmige Schuppen mit mehrreihig-vielzelligem Mittelstück und strahlig-vielzelligem Rande bedecken das Laub der meisten Bromeliaceen, z. B. Hechtia planifolia, stenopetala, Tillandsia usneoides[6]), Pholidophyllum zonatum, Billbergia clavata, Bromelia bracteata; die jungen Blätter mancher Palmen, z. B. Klopstockia cerifera[7]) mit in der Mitte mehrschichtigen Schuppen.

---

1) Hanstein, l. c. p. 745.

2) Prillieux, de la structure des poils des Oléacées et des Jasminées. Ann. sc. nat. 4e Sér. V, 1, pl. 2—3.

3) Rudolphi, l. c. 114, wo überhaupt sehr reichhaltige Details, allerdings auch einzelne Verwechselungen mit Büschelhaaren.

4) Hegelmaier, Monogr. d. Gatt. Callitriche, p. 11. Rauter, l. c. p. 6.

5) Schacht, Pflanzenzelle Taf. VII, 16, Lehrbuch I, 280. Grönland, Ann. sc. nat. 4e Sér. III, 297, Taf. X.

6) Vgl. Schacht, Lehrb. I, Taf. IV, 10, 11, Pflanzenzelle, Taf. VII, 17, 18. —

7) In wie weit die schuppige oder faserige Bedeckung der sich entfaltenden Palmenblät-

und Consistenz unterscheidend; und dass die Warzen auf dem Laube und den Fruchtknoten von Bunias Erucago wenigstens ihrer Hauptmasse nach epidermalen Ursprungs sind. Wenn einmal eine anatomische Unterscheidung begonnen wird, ist es nothwendig, die genannten Epidermalvorsprünge von den gleich oder ähnlich gestalteten Emergenzen zu trennen, so sehr sie auch hinsichtlich ihrer physiologischen oder teleologischen Bedeutung diesen — und mancherlei Haargebilden einfachsten Baues — gleichwerthig sein mögen.

Haarbildungen, welche sich hier am ersten anschliessen, sind noch die viel beschriebenen ovalen, auf der Spitze ein kurzes, querwandiges Haar tragenden Wärzchen von Dictamnus,[1]) welche unten (S. 73) näher beschrieben werden.

2. Structur der Oberhautelemente.

a. Protoplasma und Zellinhalt.

§ 11. Die Wand der Epidermiszellen umschliesst sowohl bei einschichtiger als bei mehrschichtiger Epidermis einen in der Regel zarten Protoplasmasack mit deutlichem Zellkern, und innerhalb jenes klaren durchsichtigen, farblosen oder durch gelöste Pigmente (Erythrophyll u. s. w.) gefärbten Zellsaft. Die meisten Epidermen verdanken diesem Verhalten (und der farblosen Membran) ihre hohe Durchsichtigkeit.

Chlorophyll und Amylum fehlen den Epidermiszellen in den meisten Fällen, wohl ausnahmslos den sehr derbwandigen, von Luft umgebenen bei Landpflanzen; auch vielen zartwandigen gleichen Vorkommens. Bei anderen, nicht wenigen Landpflanzen liegen dagegen in dem wandständigen Protoplasma mehr oder minder zahlreiche Chlorophyllkörner, eventuell mit Amylumeinschlüssen. Ueberblickt man die hierhergehörigen Fälle, so betreffen sie vorwiegend das Laub zartblättriger Gewächse, welche beschattete Orte bewohnen, wie die meisten Farne, dann Impatiens nolitangere, Melampyrum silvaticum, Galeopsis Tetrahit, Ranunculus Ficaria, Epilobium roseum; auch Listera ovata und Staphylea pinnata[2]) können etwa noch hierzu gerechnet werden. Andrerseits kommt die gleiche Erscheinung aber auch bei Bewohnern sonniger Orte vor, wie Mercurialis annua, Lamium purpureum, Caltha palustris — zu welchen Beispielen sich viele andere leicht hinzufinden lassen. Die Epidermiszellen unter Wasser vegetirender Theile sind dagegen an Chlorophyllkörnern und ihren Einschlüssen reich, selbst reicher als irgend ein anderes Gewebe der Species. So an den Blättern von Ceratophyllum, Aldrovanda, Ranunculus aquatilis, Potamogeton, Hydrilleen[3]) u. a. m. Bei Elodea canadensis und Verwandten besteht sogar das chlorophyllführende Blatt seiner Hauptmasse nach aus nur zwei Schichten, welche von der Epidermis des Stengels, nach Art von Schuppen, ihren Ursprung nehmen. Schon Brongniart[4]) hat gezeigt, dass bei typisch submersen, aber auch als Landpflanze vorkommenden Arten, wie Ranunculus aquatilis, die submerse Epidermis chlorophyllreich, die der Landform chlorophyllfrei ist und intermediäres Verhalten beim Uebergang von der einen Lebensweise zur andern vor-

---

1) Meyen's (Secretionsorg.) »Mützenförmige Drüsen«. Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle p. 259. Rauter, l. c. Taf. V, VI.

2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, 196. Vgl. auch Kraus, in Pringsh. Jahrb. p. 314.

3) Caspary, Pringsheim's Jahrb. I, 348. Bot. Ztg. 1859, 125.

4) Ann. sc. nat. 1e Sér. Tom. XXI (1830), pl. 17, Fig. 3 u. 6. Ferner: Askenasy, Bot. Ztg. 1870, l. c.

kommt. Das soeben angegebene ist aber nicht allgemeines Gesetz für alle Wasserpflanzen: die Callitrichen, sowohl die amphibischen wie die nur untergetaucht vorkommende C. autumnalis haben chlorophyllfreie Epidermis[1]).

§ 12. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen sind, im Gegensatz zu den Epidermiszellen an Protoplasma, Chlorophyll und seinen Einschlüssen, zumal Amylumkörnchen, bei chlorophyllfreien Pflanzen an letzteren allein immer sehr reich. Die Spaltöffnungs-Nebenzellen verhalten sich hinsichtlich der in Rede stehenden Eigenschaften den Epidermiszellen gleich. Eigenartige, d. h. nicht den verschiedenen Zellen der Pflanze allgemein zukommende Erscheinungen sind für den Zellsaft der Epidermis- und Schliesszellen, die in ihm gelöst und suspendirt vorkommenden Körper nicht bekannt, allerdings auch noch sehr wenig genau untersucht. Dieser Satz findet nur Bestätigung durch die gelegentlichen Angaben über im Zellsaft suspendirte ölartige Tropfen, über gerbstoffhaltige Klumpen oder Tropfen bei Cycadeen (Kraus), über Gerbstoffgehalt überhaupt bei Crassulaceen, Rosa, Ficus, Camellia, Saxifragen u. a. m.[2]), über mehr oder minder vereinzelte Krystalle von Kalkoxalat in den Blättern von Tradescantia discolor, Begonia manicata, argyrostigma, Hakea saligna, Octaederkrystalle bei Asplenium Nidus, klinorhombische, die kleine Zelle ganz füllende Krystalle in zerstreuten oder gruppirten Zellen des Blattes von Ilex paraguayensis[3]) u. a. m.

Epidermiszellen mit in Folge von Rissen der Membran vertrocknetem, durch Luft ersetzten Inhalt gibt Thomas[4]) für die Blätter von Pinus Pumilio, Pinaster, austriaca an, es darf jedoch vermuthet werden, dass sich diese Angabe auf anomale Verhältnisse bezieht.

§ 13. Die Zellen der Haargebilde sind in der Jugend, gleich anderen jungen Zellen, mit starkem Protoplasmakörper versehen und viele erreichen in diesem Zustande rasch erhebliche Grösse, so dass sie für das Studium der Protoplasmakörper besonders geeignete, leicht zugängliche Objecte sind. Die erwachsenen Haare zeigen hinsichtlich des Protoplasmakörpers und Inhalts zweierlei Verhalten. Die einen, kurz gesagt, das nämliche wie die Epidermiszellen: bleibenden, meist in Gestalt eines sackförmigen zarten Wandbelegs auftretenden, seltner (Brennhaare von Urtica, Haare von Cucurbita etc.) länger in erheblicher Mächtigkeit dauernden Protoplasmakörper, dessen Hohlräume von wässerigem Zellsaft erfüllt bleiben: saftführende Haare. Bei den anderen vertrocknen mit der Beendigung des Wachsthums Protoplasma und Zellsaft und werden durch Luft ersetzt; sie persistiren als luftführende Haargebilde. Einen bis jetzt exceptionellen Fall stellen die unten (§ 19) zu erwähnenden schleimführenden Knospenhaare von Osmunda regalis dar.

Saftführend sind alle Wurzelhaare und ein grosser Theil der am Laube vorkommenden Haarbildungen. Sie sind von der andern Kategorie an ihrer Durchsichtigkeit sofort zu unterscheiden. Die specielle Beschaffenheit ihres Protoplasmakörpers und Inhalts zeigt die gleiche Reihe mannichfacher Modifica-

---

1) Hegelmaier, Monogr. p. 9.
2) Vgl. Sanio, l. c. Kraus, l. c. Wigand, Bot. Ztg. 1862 p. 121. Engler, Bot. Ztg. 1871, 888.
3) Kraus, l. c. Meyen, Physiologie I, 227. Goldmann, Bot. Ztg. 1848, 557.
4) Pringsheim's Jahrb. p. 26.

tionen wie bei den Epidermiszellen. Die meisten, z. B. alle Wurzelhaare, alle (?) Brennhaare u. s. f. sind chlorophyllfrei; andere mehr oder minder reich an Chlorophyll- und verwandten Pigmentkörnern. Auch für die Mischungsbestandtheile des Zellsaftes gilt, nach dem wenigen darüber Bekannten, die Uebereinstimmung mit den Epidermiszellen (vgl. Weiss, l. c. 645).

Besondere Eigenthümlichkeiten kommen dem Inhalte der vielbeschriebenen Brennhaare zu und werden dem vieler als »drüsig« bezeichneten Haargebilde der verschiedenen Kategorien zugeschrieben.

Von den überraschend gleichartig gebauten und gestalteten abstehenden Brennhaaren der Urticeen, Loaseen und anderen oben (pag. 64) genannten Pflanzen weiss man, dass die spröde Spitze (§ 22) bei Berührung abbricht und aus der so entstandenen Oeffnung eine Flüssigkeit austritt, welche, auf die menschliche Haut, zumal in die kleinen, durch die Berührung des Haares selbst verursachten Läsionen gebracht, mehr oder minder leichte Entzündungen verursacht. Bekannt ist ausserdem von dieser Flüssigkeit, dass sie, gleich den meisten Zellflüssigkeiten, sauer reagirt, nicht, wie ältere Angaben[1] lauteten, alkalisch. Auf die Thatsache, dass bei Destillation des Nesselkrautes mit Schwefelsäure Ameisensäure erhalten wird,[2] gründete man die Vermuthung, dass letztere die Erscheinung des Nesselns erzeuge. Im Grunde ist also über die hier wirksame Substanz nichts bekannt, nicht einmal, ob sie in der sauern Flüssigkeit oder in dem Protoplasma zu suchen ist.[3]

Die Kopfzellen kopfiger Haare sind öfters durch sehr dichten protoplasmatischen Inhalt ausgezeichnet, in welchem harzige Körper nachzuweisen sind. Hanstein (Bot. Ztg. l. c. pag. 748) gibt an, dass bei mehrzelligen Kopfhaaren von Salvia zuletzt sämmtliche Zellen durch Auflösung ihrer Membranen zu einer von der Cuticula blasig umschlossenen (Harz, resp. Balsam führenden) flüssigen Masse verschmelzen können. Eine für Epidermisgebilde exceptionelle Inhaltsbeschaffenheit und schliessliche Verschmelzung der Zellen zu intercellularen Balsambehältern zeigen die viel beschriebenen, in ein kurzes Haar endigenden keulen- oder eiförmigen Warzen von Dictamnus[4]. Dieselben sind, wie Rauter ausführlich beschrieben hat, aus einer Epidermiszelle entstandene vielzellige Körper, bestehend aus einer bleibenden, in das terminale Haar auslaufenden peripherischen Schicht inhaltsarmer Epidermiszellen und einer inneren vielzelligen Masse. Die Zellen dieser enthalten gegen das Ende ihres Wachsthums zuerst Chlorophyll, dann treten Tröpfchen von Harz und ätherischem Oel in wachsender Menge auf und fliessen zuletzt zusammen zu grossen Tropfen, welche den durch Auflösung der inneren Zellmembranen entstehenden Hohlraum erfüllen. (S. Fig. 22). Unter der Epidermis, aber mit theilweiser Betheiligung dieser, entstehen bei Dictamnus ähnliche ätherisches Oel führende Lücken. Bei Cuphea lanceolata beschreibt Martinet (l. c. pag. 176) lange, mehrreihige, aus gestreckten Zellen bestehende Zotten, in deren breiter

1) P. de Candolle, Physiologie, übers. v. Röper, I, 193.

2) v. Gorup-Besanez, in Journ. f. pract. Chemie, XLVIII, 191.

3) Vgl. den netten, aber auch nichts Neues zur Sache bringenden Aufsatz von Duval-Jouve, Sur les stimules d' ortie, in Bulletin Soc. bot. France XIV, 36.

4) Meyen, Secretionsorg. Taf. I, 28, 29. Unger, Anat. u. Physiol. p. 212. Hofmeister, Handb. I, p. 259. Rauter, Martinet, l. l. c. c.

Basis ein centraler, runder, aus vielen kleinen, isodiametrischen Zellen bestehender Körper eingeschlossen ist. Dieser gleicht seiner Stellung nach und durch den dichten, körnigen und grössere, anscheinend aus ätherischem Oel bestehende Tropfen führenden Inhalt dem innern Gewebekörper der Dictamnus-Warzen; die bei diesem eintretende Auflösung der Zellwände ist bei ihm jedoch nicht beobachtet. Eigenthümlich gestaltete und durch dichten, beim Trocknen und durch Alkalien braun werdenden Inhalt ausgezeichnete, nicht oder kaum über die Aussenfläche, wenig nach innen vorragende Zellgruppen sind in der Epidermis des schlauchartigen Blattes von Sarracenia zahlreich vorhanden[1]. Sie sind kugelig-flaschenförmig, mit dem Halse nach Aussen stehend und bestehen aus circa 16, anscheinend aus Theilung einer Epidermiszelle hervorgegangenen Zellchen. Ihr Bau ist von Vogl nach getrocknetem Material gut beschrieben, ihre Entstehung und Bedeutung noch zu untersuchen.

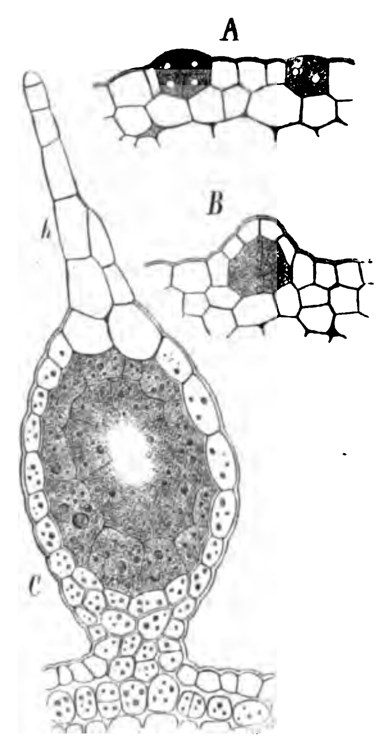


Fig. 22.

Die der Epidermis angehörenden Zellen und Zellgruppen von eigenartiger Inhaltsbeschaffenheit, wie in den angegebenen Beispielen, sind, wenn sie sich gleichzeitig durch besondere Form auszeichnen, vielfach als Drüsen beschrieben, über welche Bezeichnung der § 19 handeln wird.

Lufthaltige, vertrocknete Haare, Schuppen oder Zotten bilden die trockenen undurchsichtigen, nach der Beschaffenheit der Membranen und der Inhaltsrudimente verschiedene Farbe, nach ihrer Form, Stellung und Oberflächenbeschaffenheit verschiedenen Glanz zeigenden Ueberzüge. Sie kommen ganz vorwiegend sehr dicht behaarten Pflanzen zu. So der dichte weisse Filz auf dem Laube vieler Labiaten (Stachys, Teucrium, Salvia etc.), Compositen (Gnaphalium z. B.), der Verbasca, Banksien, Rubus idaeus u. s. f.; die Seidenhaare der Artemisien, Alchemilla alpina etc., die silberglänzenden weissen oder braunen Schildschuppen obengenannter Elaeagneen, Bromeliaceen, Croton, Solaneen, Olea spec.; die rauschenden »Paleae« der Farne; die aus vertrockneten Kopfhaaren bestehende weisse Kruste oben (p. 67) erwähnter Atriplex-, Obione-Arten u. a. Chenopodiaceen.

Fig. 22. Dictamnus Fraxinella, ölführende Hautwarzen, senkrecht zur Oberfläche durchschnitten. A jüngste Entwicklungszustände, B etwas älter, C (220) medianer Schnitt durch ein erwachsenes Exemplar. Nach Rauter, aus Sachs, Lehrb.

[1]) A. Vogl, Phytohistolog. Beiträge. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. 50 (1864).

b. Wandstructur der Epidermiselemente.

§ 14. Die Wand der Epidermiszellen ist bei sehr zarten Theilen ein ringsum ziemlich gleichmässig entwickelte dünne Cellulosemembran. Bei einigermassen derberen Theilen, schon bei solchen, welche krautig genannt werden, in noch höherem Maasse bei sehr derben, wie den Stämmen und Zweigen glattrindiger Holzgewächse, lederigen und fleischigen Blättern ist sie stark verdickt, selten ringsum fast gleichmässig (z. B. Blätter von Ceratozamia mexicana[1]), Pinus silvestris und Verwandte[2]) (Fig. 11, 27, hier fast bis zum Verschwinden des Lumens) oder auf der äusseren Fläche viel weniger als den seitlichen und innern, wie bei den Bromeliaceen (Fig. 12, p. 40), Regel ist[3]). Bei den unten zu beschreibenden schleimführenden Epidermiszellen hat die Innenwand gleichfalls erhebliche, die der äussern oft übertreffende Dicke. Bei einschichtiger Epidermis und der Aussenschicht mehrschichtiger ist gewöhnlich die Aussenwand dicker als die seitlichen und die innere, bei den genannten derben Theilen, wie lederartigen und fleischigen Blättern, ältern Zweigen von Viscum, Ilex, Laurus, Menispermum canadense, Palmenstämmen u. s. w. oft in dem Maasse verdickt, dass sie den grössten Theil des gesammten Zellvolumens einnimmt. Die dicke Aussenwand ist gegen die dünnen Seitenwände entweder scharf abgesetzt oder allmählich ausgekeilt. Die Wände der inneren Lagen mehrschichtiger Epidermis verhalten sich sämmtlich in Stärke und Bau den seitlichen und inneren der einschichtigen im Wesentlichen gleich, abgesehen von einzelnen für besondere Fälle zu erwähnenden Eigenthümlichkeiten.

Die verdickten Wände haben im allgemeinen den für Zellmembranen bekannten Bau: Schichtung, Areolirung und Streifung, Tüpfelung; niemals faserförmige Wandverdickungen. Von den mit besonderen stofflichen Eigenthümlichkeiten — der Cuticularisirung, Cystolithenbildung — verbundenen Erscheinungen wird weiter unten geredet werden. An den buchtigen Seitenwänden findet sich bisweilen (z. B. Blatt-Unterfläche von Helleborus foetidus[4]) in der tiefsten Stelle einer Bucht eine locale Verdickung von der Form einer nach innen vorspringenden, senkrecht zur Oberfläche stehenden, einer schmalen Falte oder Duplicatur der Membran gleichenden Leiste.

Tüpfel der gewöhnlichen Form und gegenseitiger Correspondenz finden sich sehr verbreitet an Seiten- und Innenwänden. An den derben Aussenwänden sind sie in der Regel nicht, jedoch in einer immerhin beträchtlichen Zahl von Ausnahmefällen vorhanden. So an den Laubblättern von Coffea, Viburnum Avabaki, Cocculus laurifolius, Cinnamomum aromaticum, Camellia japonica[5]); von Gramineen[6]), wo sie theils senkrecht zur Aussenfläche, an den undulirten Kanten aber von dem Lumen jeder Zelle aus schräg nach aussen und gegen die Nachbarzelle gerichtet sind, so dass sich die zweier an einander grenzenden Zellen kreuzen; bei Abies[7]), Cycas[8]), Lycopodium pinifolium

1) Kraus, Cycadeenfiedern, l. c.

2) Thomas, l. c. p. 25. Hildebrand, Bot. Ztg. 1860, Taf. IV.

3) v. Mohl, Verm. Schriften Taf. X, 33. Schacht, Lehrb. I, Taf. IV. Fig. 10.

4) v. Mohl, Verm. Schr. Tab. VIII, Fig. 21. Vegetat. Zelle p. 14. Vgl. auch Cohn, Nov. Act. Acad. Leopold. Vol. XXII, pars 2.

5) Kraus, l. c. p. 318.

6) v. Mohl, Verm. Schr. Taf. IX.

7) Thomas, Hildebrand, l. c.

8) v. Mohl, l. c. Taf. X.

Equisetum hiemale (vgl. Fig. 24 *B*)[1]. Die Wände der langgestreckten Epidermiszellen der Blattoberseite von Acropteris australis zeigen, in Folge eigenthümlicher Tüpfelung, spiralige Streifung (s. § 30). Die freie Fläche der Aussenwände ist in vielen Fällen ganz glatt; nicht selten aber durch kleine nach aussen vorspringende Verdickungen uneben: stumpfe Wärzchen, z. B. bei Equisetum-Arten, Blättern von Sparganium ramosum, Aloe verrucosa, Radula, Crassulaceen (vgl. Fig. 20, p. 56) u. a.; Leistchen, welche relativ breit und stumpf sind, z. B. Blatt von Helleborus niger, foetidus[2], Dianthus Caryophyllus, plumarius, oder sehr schmal und scharf, wie bei sehr vielen Blättern und Laubstengeln, z. B. Allium Cepa, Eucomis, Rumex Patientia[3], obtusifolius. Die Leistchen laufen oft ziemlich gerade und parallel, alsdann meist in Beziehung zu dem ganzen Körper longitudinal, selten (Eucomis) quer; nicht selten sind sie wellig und verästelt (z. B. Helleborus, Pirus communis), sie setzen sich der Mehrzahl nach von einer Zelle über die benachbarten ohne Unterbrechung fort.

Die Wand der Spaltöffnungszellen[4] ist meistens, übrigens nicht immer, durchschnittlich dünner als die der zugehörenden Epidermiszellen. Sie ist in den meisten, man kann sagen regulären Fällen derart ungleich verdickt, dass ein stark verdickter Streif längs dem Spalteneingang und dem Spaltenausgang verläuft. (Fig. 23.) Nach der freien Fläche springen diese Streifen vor in Form der oben beschriebenen scharfrandigen, gegen die Spalte hin concaven Ein- und Ausgangsleisten; selten beide nahezu gleich stark (Lilium candidum, Ficus elastica); meist die Eingangsleiste weit stärker als die andere, bei oberflächlich liegenden Stomata derber Blätter oft in Form eines hohen dicken Walles, z. B. Clivia nobilis, viele Proteaceen, Pholidophyllum zonatum (Fig. 12, 10), Epidendron ciliare, Octomeria, Sarcanthus rostratus u. a. m. Die Ausgangsleiste ist manchmal verschwindend klein (Blatt von Pholidophyllum, Dianthus Caryophyllus, Lomatia longifolia, Sparganium ramosum oder gar nicht vorhanden (vgl. p. 38). Nach dem Lumen der Schliesszelle springen die verdickten Streifen entweder in Form flacher Wülste oder gar nicht vor. Die übrige Wand der Schliesszelle, also die der Spalte abgekehrte, convexe Seite, die vereinigten Enden und der den Spaltendurchgang begrenzende Streifen der concaven Seite sind erheblich weniger verdickt. Letzterem Streifen entspricht,

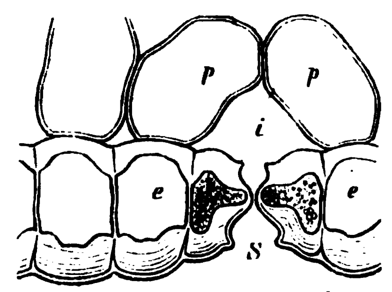


Fig. 23.

Fig. 23. Hyacinthus orientalis, Blatt, Querschnitt, *e*—*e* Epidermiszellen. *s* Eingang der in der Mitte quer durchschnittenen Spaltöffnung, *i* Athemhöhle, zwischen den Parenchymzellen *p*. (800) Aus Sachs, Lehrb.

1) Sanio, Linnaea 29, p. 169.

2) v. Mohl, Verm. Schr. Tab. IX, 6—8.

3) v. Mohl, l. c. Fig. 3—5.

4) Vgl. die oben § 5 citirten Abhandlungen, besonders v. Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen, Idem, Bot. Ztg. 1856, l. c. und die grosse Reihe guter Darstellungen in Strasburger's Arbeit, Pringsheim's Jahrb. V.

wo Ein- und Ausgangswulst stark ins Lumen einspringen, eine Rinne auf der Innenfläche der Wand, auf dem Querschnitt durch die Spaltöffnung einem breiten Tüpfel gleichsehend. Bei grosser Breite des Ein- und Ausgangswulstes kann die Mitte der convexen Seite ähnliches Ansehen erhalten (z. B. Ficus elastica, Fig. 18, *C*). Die mannichfachen, nach der absoluten und relativen Stärke der Verdickungen und ihres verschiedenen Vorspringens nach Innen und Aussen vorkommenden Modificationen dieses Bauplanes bedürfen keiner Detailbeschreibung; einige sind aus obigen Figuren ersichtlich. Auch

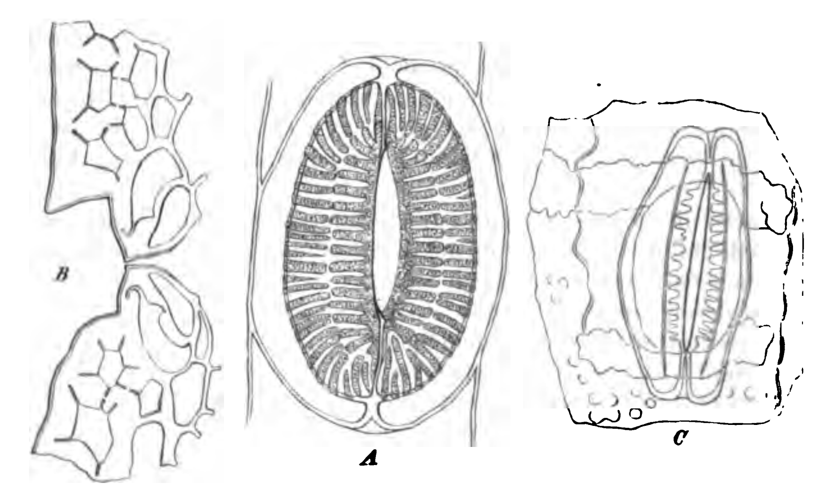


Fig. 24.

für die wirklichen, zumal bei Coniferen und Cycadeen vorkommenden Ausnahmen kann auf die citirte Specialliteratur verwiesen werden (vgl. p. 38). Nicht ganz zu übergehen ist jedoch hier die durch Duval-Jouve's und Milde's[1] Darstellungen nichts weniger als klar gelegte Wandstructur der Spaltöffnungen von Equisetum (Fig. 24)[2]. Die Schliesszellen selbst zeigen hier allerdings gar nichts Bemerkenswerthes, es sei denn ihre schräg von innen nach aussen abgeplattete Form und die geringe Dickendifferenz zwischen den Aus- und Ein-

Fig. 24. Stengel von Equisetum hiemale, Spaltöffnung mit ihrer Umgebung (390). *A* Ansicht von der Innenfläche; das Schliesszellpaar seitlich von dem überstehenden Rande des Nebenzellenpaares umringt. — *B* Querschnitt des Stengels, mitten durch eine Spaltöffnung gehend; diese in einer Einsenkung der Oberfläche gelegen, der enge Spalteneingang begrenzt von den 2 platten Schliesszellen und den diese umfassenden Nebenzellen. Jede der letzteren mit einem gekrümmten, nach aussen gerichteten Tüpfel. Weitere Erklärung im Text. Die Zellen der einschichtigen Epidermis und des darunter liegenden hypodermen Sklerenchyms mit zahlreichen Tüpfelkanälen. — *C* Kieselrückstand eines Epidermisstückchens mit Spaltöffnung nach Maceration in Schulze'scher Mischung und nachherigem Glühen, von der Aussenseite gesehen. Die krummlinigen Figuren sind die Umrisse der Prominenzen der Aussenfläche.

1) Milde, Monographia Equisetorum. Nov. Act. Acad. Leopold. T. XXIV, pars II. Duval-Jouve, Histoire nat. des Equisetum de France. Paris 1865.

2) Sanio, Linnaea Bd. 29, p. 389, Taf. III. Strasburger, l. c.

gangswülsten und den übrigen Membranstreifen. Die sie völlig umfassenden Nebenzellen dagegen (vgl. p. 46) haben auf ihrer an die Schliesszelle grenzenden Wand leistenförmige, in das Lumen vorspringende Verdickungen, welche von der Spalte aus strahlig divergiren. Daher die zierliche Radialstreifung in der Flächenansicht. Die Zahl, Breite und die oft vorkommende Gabelung der Radialleisten sind nach den Arten verschieden. Bei Milde's Equiseta phaneropora (wenigstens E. limosum) läuft jede Leiste über die ganze gestreifte Fläche, die Spalte ist daher von einer Reihe Radialstreifen umgeben. Bei Milde's E. cryptopora (wenigstens E. hiemale) ist die gestreifte Wandfläche ohngefähr in der Mitte zwischen Spalten- und convexem Aussenrand von einer engen, schrägen, der Spalte etwa parallelen Furche durchzogen und diese trennt zwei concentrische Reihen von Radialleisten, eine der Spalte zu- und eine abgekehrte.

Von der Wand der Haarbildungen gilt im Wesentlichen das für die Epidermiszellen Gesagte; die Wände, welche die Zellen mehrzelliger Haare trennen, sind den Seiten- und Innenwänden der Epidermis im Ganzen gleich beschaffen; Structurdetails womöglich noch mannichfaltiger als Gestaltungsmodificationen. Mehr noch als bei den Epidermiszellen treten bei den Haaren Vorsprünge der Aussenfläche auf, in Form von Leistchen, Warzen, oder selbst der in Fig. 21, *B* dargestellten spitzen Stachelchen. — Die Starrheit der Haare hängt von der Wandverdickung ab, welche bis zum Verschwinden des Lumens zunehmen kann. Ein derbes, rigides Haar resp. Zotte heisst Borste, seta. Ist es dabei conisch, spitz, so kann man sich daran stechen, wie an den horizontalen derben Borsten von Malpighia urens oder den rigiden Haaren von Borragineen und Cucurbitaceen. In dieser dem Menschen unangenehmen Eigenschaft liegt das Reelle der öfters behaupteten Aehnlichkeit der Malpighiaceen-Haare mit den Brennhaaren und der stechenden Borsten mit den Stacheln.

§ 15. Die Zellwände der Epidermis sind Cellulosemembranen, welchen eingelagert oder aufgelagert sind eine Anzahl anderer Körper: Cuticularsubstanz oder Cutin, Wachs, Harze, flüchtige Oele, Gummi- und Bassorinkörper, Silicium-Verbindungen und Kalksalze, Körper, mit deren Vorhandensein bemerkenswerthe Structureigenheiten verbunden sind.

§ 16. Von den relativ reinen Celluloseschichten der Epidermismembranen mag hervorgehoben werden, dass sie in wohl den meisten Fällen, zumal krautiger Theile, dem Anschein nach jener wasserreichen, stark lichtbrechenden Modification der Cellulosehäute angehören, welche ihre charakteristischste Ausbildung in dem unten zu beschreibenden Collenchym hat. Für genauere Angaben hierüber fehlen die nöthigen Detailuntersuchungen.

An diese wasserreichen Celluloseschichten schliessen sich die in Pflanzenschleim, Bassorinkörper verwandelten Membrantheile der Epidermiszellen an, auf deren häufiges Vorkommen an Laubblättern Radlkofer [1]) neuerdings aufmerksam gemacht hat. Die verdickte Innenwand dieser Epidermiszellen besteht, zumal in ihren inneren Schichten, im erwachsenen Zustande aus einem Pflanzenschleim, welcher im Wasser, ähnlich dem Schleime der Leinsamen u. a. bis zur Unkenntlichkeit aufquillt. In besonders hohem Grade entwickelt sind

1) Monogr. d. Gattung Serjania p. 100 (1875).

diese Schleimschichten an den lederartigen Blättern capscher Diosmeen (Diosma alba, Agathosma spec., Buku-Blätter [1]) wo sie sich auf der Blattoberseite und den wie diese spaltöffnungsfreien Theilen der Unterseite finden. Die Zellen haben hier eine beträchtliche Höhe, ihre äussere Hälfte den für derbe cuticularisirte Epidermen gewöhnlichen Bau. Die ganze, oft grössere innere Hälfte ist ausgefüllt durch die geschichtete, nach aussen von ebener Fläche begrenzte Schleimmasse und diese quillt bei Zusatz von Wasser oder Glycerin in dem Maasse, dass sie die ganzen äusseren Theile der Epidermis von dem inneren Blattgewebe weit abhebt und ihrerseits eine besondere verschleimte Gewebeschicht simulirt.

Die gleiche Erscheinung, jedoch, wie es scheint, immer in minder hohem Grade entwickelt, fand Radlkofer bei dem Laube zahlreicher Dicotyledonen z. B. Sapindaceen, Salix-Arten, Daphne, Quercus pedunculata, Betula alba, Erica carnea, Tetralix, Prunus-Arten, Genista, Cytisus spec. u. s. w.; von Farnen bei Botrychium Lunaria. Wie die bei Radlkofer l. c. zu vergleichende Uebersicht der untersuchten Fälle zeigt, ist die Erscheinung übrigens keine allgemein verbreitete, oder bestimmten Blattstructurformen oder systematischen Gruppen allgemein eigene; sie fehlt z. B. bei Salix alba, amygdalina, Betula fruticosa, Prunus Padus u. s. w. Bei den von Radlkofer untersuchten Sapindaceen sind es öfters nur einzelne Zellen oder Zellgruppen, welche die in Rede stehende Erscheinung zeigen.

Das Cutin tritt auf in Form der Cuticula und in den Cuticularschichten der Cellulosemembran.

Das Cutin ist eine vollkommen verbrennliche, stickstofffreie Kohlenstoffverbindung; es wird gelöst resp. zerstört durch kochende Kalilösung, durch die Schulze'sche Mischung, kann daher durch diese Reagentien aus der Epidermis entfernt werden. Durch Mineralsäuren, zumal Schwefelsäure, welche die Cellulose zerstören, wird es wenig angegriffen, in Kupferoxydammoniak bleibt es auch nach vorheriger Einwirkung von Säuren unverändert, ebenso in Wasser, Alkohol, Aether. Der Fäulniss widersteht es weit länger, als die Cellulose. Aus diesem Verhalten ergeben sich die Mittel zur Isolirung der Cuticula und der Cuticularschichten. Jodpräparate, mit oder ohne Mitwirkung von Schwefelsäure, färben die Cuticula und Cuticularschichten gelb bis braun; Anilinfarbstoffe werden durch dieselben rasch in erheblicher Menge, also unter intensiver Färbung aufgenommen; aus einer Mischung von Anilinroth und Violett das letztere oft (nicht immer) vorzugsweise [2].

Die Cuticula bedeckt als eine dünne, überall eng anliegende hyaline Haut die ganze Aussenfläche der Epidermis, die Haarbildungen mit einbegriffen. Sie erscheint, ausgeschieden auf der Aussenfläche der Cellulosewände, auf der jungen wenigzelligen Embryoanlage, und bekleidet hinfort diese, den Vegetationspunkt des Stammes und alle an ihm vortretenden Glieder, dem Wachsthum derselben stetig folgend durch entsprechenden Flächenzuwachs und unter verschwindend geringer Dickenzunahme, bis zur eventuellen Abwerfung der Epidermis. In den seltenen Fällen, wo die ursprüngliche Epider

1) Vgl. Flückiger, Schweizerische Wochenschrift f. Pharmacie, Dcbr. 1873.
2) Hanstein, Bot. Ztg. 1868.

mis früh zerstört und dann durch neue Elemente ersetzt wird (den p. 32 erwähnten Aroideen-, vielleicht auch Palmenblättern), erscheint über letzteren auch neue Cuticula. Sie fehlt an dem Vegetationspunkt der Wurzel, ritt aber hinter diesem auf, da wo die Differenzirung der Epidermis beginnt. Die Cuticula setzt sich über die Oberfläche der Schliesszellen durch die Spaltöffnung fort, bis in die Athemhöhle und zwar von dem Augenblick an, wo die Bildung der Spalte durch Trennung der beiden Celluloselamellen beginnt. eber die Wände der Athemhöhle geht sie in der Regel soweit, als dieelben von Epidermiszellen gebildet werden, nach innen zu allmählich dünner verdend und an den die Athemhöhle seitlich begrenzenden subepidermalen ellen aufhörend, also an jeder Spaltöffnung eine von der Spalte nach innen ehende offene Röhre bildend. Bei den Cacteen geht sie von der Spalte aus iber die ganze Wand der geräumigen Athemhöhle und sendet röhrenförmige ffen endigende Fortsätze in die Intercellularräume des angrenzenden chlorohyllführenden Parenchyms[1]. Auf der Innenfläche der Epidermis fehlt sie in er Regel. Seltner setzt sie sich von den Spalten aus über die ganze Innenfläche er Epidermis fort, soweit diese an Intercellularräume grenzt, als eine Lamelle lso, welche von den Insertionsflächen der subepidermalen Zellen durchbrochen st (v. Mohl, l. c.). So auf beiden spaltöffnungsführenden Blattflächen der rmeria-Arten, besonders A. plantaginea, der Blattunterfläche von Betula alba, ianthus Caryophyllus, Euphorbia Caput Medusae, den spaltöffnungsführenden treifen des Blattes von Asphodelus luteus. Bei Helleborus niger und viridis eht die innere Cuticula von der spaltöffnungsführenden untern aus, auch über ie spaltöffnungsfreie obere Blattseite fort. (Ueber das Vorkommen von Cuticula tiefer gelegenen Intercellularräumen s. Cap. VII; die eigenthümlichen Erheinungen bei Restio diffusus § 18.)

Die Cuticula ist in den sicher constatirten Fällen für die dermaligen ntersuchungsmittel weder mechanisch noch optisch zerlegbar in getrennte, en angrenzenden Zellen entsprechende Stücke oder Segmente. Durch vorchtige Maceration mit Kali oder verdünnten Säuren kann sie auf grosse trecken von den darunter liegenden Zellmembranen abgehoben werden als nunterbrochenes Häutchen — sie scheint unter Einwirkung genannter Reaentien in Richtung der Fläche stärker zu quellen als jene Membranen —; urch kochende Kalilösung oder Schulze'sche Mischung wird sie in eine zähe hmierige Masse verwandelt und dann ganz zerstört, ohne einen Celluloserückand zu hinterlassen. Sie ist in den meisten Fällen sehr dünn, zumal an subersen Theilen und Wurzeln; an oberirdischen Theilen, die Vegetationspunkte icht ausgenommen, derber; nur in wenigen Fällen besonders mächtiger Entickl ung (Blatt von Cycas revoluta, Ilex aquifolium) lässt sie zarte Schichtung kennen, in der Regel auch von dieser keine Spur. Ihre Dicke ist auf einer nd derselben Epidermisfläche meist überall gleich; auch bei den vielerähnten Leistchen und Warzen der Oberfläche läuft in der Regel die Cuticula lbst unverdickt über entsprechende Vorsprünge der Wand (z. B. Blatt on Eucomis, Orchis, Helleborus etc. Vgl. auch v. Mohl, Verm. Schr. Taf. IX,

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1845, p. 3. — Unger, Grundzüge (1845), p. 25. —

Fig. 7, 8.). Nach aussen vorspringende, der Cuticula selbst angehörende Verdickungen kommen viel seltner vor; das exquisiteste Beispiel an den Haaren (zumal der Blüthentheile) von Monotropa Hypopitys[1]); die mit dicken länglichen Warzen besetzte äusserste Schicht der Wand zeigt hier die Eigenschaften der Cuticula, sie wird in kochendem Kali vollkommen gelöst und lässt die Cellulosemembran ganz glatt zurück.

An einzelnen sehr derben und reichlich Wachs bildenden Epidermen (Acer striatum, Negundo, Sophora japonica) folgt die Cuticula dem Dickenwachsthum der Membranen nur kurze Zeit und wird dann unregelmässig rissig zersprengt.

Bei zarteren Epidermen bedeckt die Cuticula die relativ reine, weiche Cellulosemembran der Epidermiszellen. Bei derberen, zumal langlebigen aber enthält auch der an die Cuticula grenzende Theil der Cellulosemembranen selbst Cutin, besteht aus Celluloseschichten, deren jede von Cutin durchdrungen ist. Soweit dies der Fall ist, zeigt die Membran die charakteristischen Cuticular-Reactionen. Behandlung mit den Reagentien, welche das Cutin lösen, entfernt dieses successive aus den in ihrer ursprünglichen Gestalt und Structur, allerdings mit erheblichem Substanzverlust, zurückbleibenden Cellulosemembranen (vgl. Fig. 25). Die cutinhaltigen Schichten dieser heissen cuticularisirte (kürzer cutisirte) oder Cuticularschichten[2]).

Die Cutisirung kann sich über alle Elemente der Epidermis erstrecken, sowohl die Epidermiszellen, als die Haarbildungen, als auch die Spaltöffnungszellen; auf letzteren sind die Cuticular-Schichten allerdings der geringeren Grösse der Zellen entsprechend, oft schwächer, vielfach aber, zumal in den Eingangsleisten, mächtig entwickelt und in die der benachbarten Epidermiszellen sich continuirlich fortsetzend, z. B. Blätter von Clivia nobilis[3]), Dasylirion[4]), Epidendron ciliare und anderen derbblättrigen Orchideen, Ficus elastica etc.

Ueber die Epidermiszellen einer Fläche und für die soeben bezeichneten Fälle auch über die Spaltöffnungszellen setzt sich die Cuticularisirung gleichmässig fort, so dass eine Zelle sich wie die andere verhält, die Cuticularschichten also z. B. für einen einfachen Fall ein auf dem Durchschnitt die ganze Epidermis umziehendes gleich breites Band darstellen. Von der Cuticula selbst, welche sie bedeckt, sind sie optisch und (mit Hülfe der genannten Reagentien) mechanisch sicher, wenn auch nicht immer leicht trennbar. Ihre Form, relative Mächtigkeit und Ausdehnung über die zugehörigen Zellwände ist im Einzelnen nicht minder mannichfaltig und für jede Epidermis charakteristisch, wie die übrigen oben besprochenen Gestalt- und Structurverhältnisse. Folgende Hauptformen sind hierbei zu unterscheiden.

1. Die Cuticularschichten bilden in der bei weitem überwiegenden Mehrzahl der Fälle an der Aussenseite der Epidermiszellen einen nach innen, gegen die nicht cuticularisirte Membran scharf abgegrenzten Ueberzug. Dieser ist

a) eine der Oberfläche folgende Lage von überall annähernd gleicher, d

1) Schacht, Lehrbuch, I, p. 140.
2) v. Mohl, Bot. Ztg. 1847, p. 502.
3) v. Mohl, Bot. Ztg. 1856, l. c.
4) Schacht, Lehrbuch I, Taf. IV, Fig. 9.

der Aussenwand nicht erreichender Dicke: z. B. Blatt von Dianthus plumarius, Caryophyllus, Helleborus foetidus, Vanilla, Galanthus nivalis[1]).

b) eine mächtige Lage, welche der Aussenfläche folgt und in die Mitte jeder Seitenwand leistenförmig, in den Berührungskanten mehrerer Zellen auch zapfenartig nach innen vorspringt. Die Vorsprünge sind in den meisten Fällen nach innen scharf resp. spitz ausgekeilt und reichen nicht bis zur Innenwand (Fig. 25). Oder sie erstrecken sich bis zu dieser und setzen sich hier in die gleichfalls cuticularisirte Grenzschicht (»Intercellularsubstanz«) gegen die subepidermale Zelllage fort; z. B. Zweige von Jasminum officinale, Ephedra distachya, Blatt von Phormium tenax[2]), Ilex (Fig. 26), Pinus (Fig. 27).

Die nicht cuticularisirte (durch Chlorzinkjod blau werdende) Celluloselage, welche in allen diesen Fällen das Zellenlumen rings umgibt, ist entweder relativ mächtig, vielschichtig, wie bei den Blättern von Pinus, Ilex (Blattnerven), vielen Aloë-Arten, Agave americana, Epidendron ciliare, Dasylirion, Sanseviera zeylanica, Phyllocladien von Ruscus aculeatus[3]). Oder sie ist, soweit sie an Cuticularschichten grenzt, eine sehr dünne, oft nur an ganz guten Präparaten nachweisbare Lage; dies der häufigste Fall bei derber Epidermis. Beispiele: Blatt von Hakea ceratophylla und anderen Species, Ilex aquifolium (Blattfläche), Hoja carnosa, Taxus baccata (Blattunterfläche); jährige Zweige von Viscum album[4]), Taxus, Rosa canina, Kerria japonica, Ilex aquifolium, Jasminum officinale, Laurus nobilis, Sassafras, Acer striatum[5]) etc.

c) Die ganze Aussenwand ist cuticularisirt, die übrige Wand nicht. Oberseite jähriger Blätter von Taxus baccata, jährige Zweige von Salix daphnoides; nach v. Mohl (Verm. Schr., Tab. IX, 15) Stammepidermis von Kleinia neriifolia.

2. Cuticularschichten und nicht cuticularisirte Wandpartie sind von einander nicht scharf abgesetzt, vielmehr

a) entweder die innerste Lamelle jeder Zellwand nicht cuticularisirt, die äusseren allmählich um so stärker, je weiter sie von der innersten entfernt sind, Cuticularreaction zeigend; z. B. Stengel von Psilotum triquetrum, jüngere Stämmchen von Selaginella inaequalifolia, Martensii u. a. Spec.

b) oder die ganze Wand der Epidermiszellen ringsum cuticularisirt: Blattstiel von Arbutus Unedo[6]), zweijährige Zweige von Nerium Oleander[7]), Blatt von Elymus arenarius[8]), Stamm von Klopstockia cerifera[9]), Blatt von Pinus Abies. Cunninghamia lanceolata; ältere Stämmchen genannter Selaginellen. Ferner schliessen sich hier die braunhäutigen Epidermen sehr vieler Farnstämme und -Blattstiele an.

3. Als Ausnahmefall ist die Epidermis der Blattfiedern von Cycas revoluta

1) v. Mohl, Verm. Schriften, p. 260 ff. Wigand, Intercellularsubstanz u. Cuticula (1850), Fig. 96 u. a. Petunikow, Recherches sur la Cuticule p. 191, Fig. 1, 22 (Bulletin Soc. imp. d. Moscou, 1866).

2) v. Mohl, Verm. Schriften, Taf. X, Fig. 28, 27.

3) Vgl. v. Mohl, Verm. Schriften, Taf. IX, X, Fig. 12, 14, 23, 26. Vegetab. Zelle Fig. 40, Schacht, Lehrbuch, I, Taf. III, Fig. 16, 17, 23—25; IV, 9 etc.

4) v. Mohl, Bot. Ztg. 1849, 593.

5) Bot. Ztg. 1871, p. 596.

6) Wigand, l. c. 78.

7) Petunikow, l. c. p. 19, 20, Fig. 21.

8) Wigand, l. c. 105.

9) Bot. Ztg. 1871, 577.

zu nennen [1]). Die getüpfelten Cellulosewände der Epidermis sind aussen be-

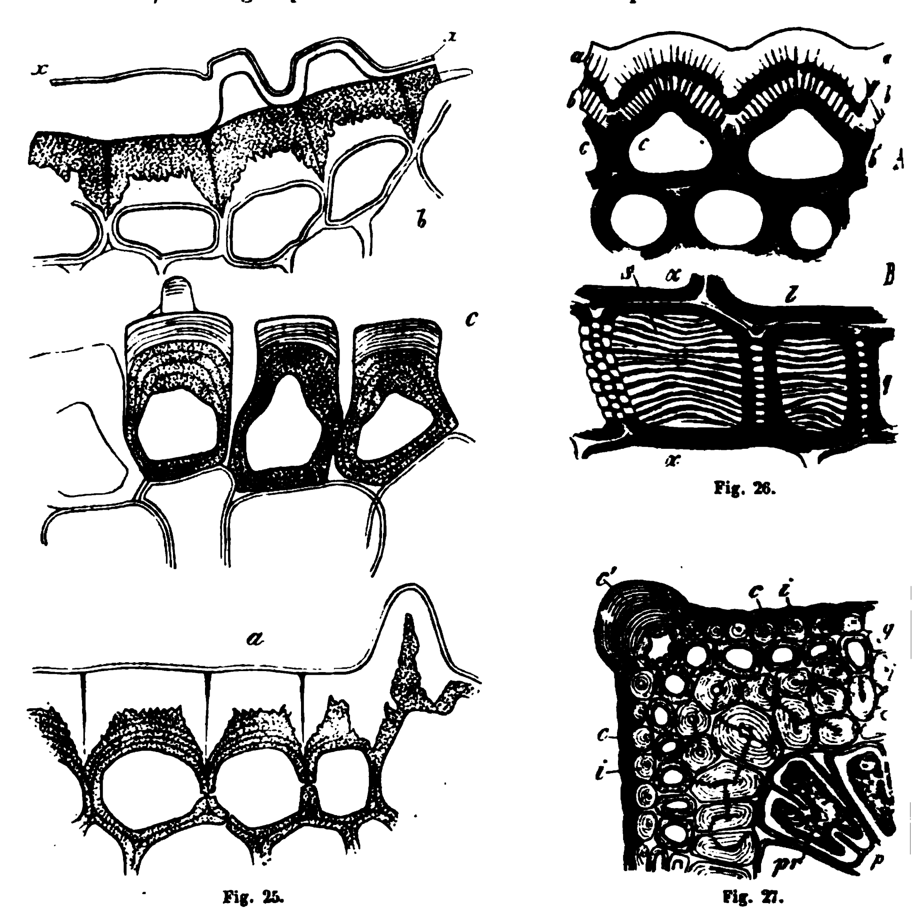


Fig. 25. (390) Querschnitt durch das Blatt von Aloe verrucosa. *a* ohne Einwirkun von Reagentien, in Wasser liegend. Die nicht cuticularisirten Theile der Membranen sch tirt; aussen die von dunkleren Grenzlamellen durchsetzten, von der doppelt contourirten cu ticula bedeckten Cuticularschichten. *b* nach Erwärmung mit Kalilösung; die Cuticula *x—x* von den — hier schattirten — Cuticularschichten abgehoben, die nicht cuticularisirten (unschat- tirten) inneren Wandschichten etwas gequollen. *c* Epidermiszellen nach völliger Entfern der Cuticula und des in die Cuticularschichten eingelagerten Cutins durch anhaltendes Koch mit Kali. Sie sind von einander getrennt und sitzen den Zellen des subepidermalen Paren chyms auf, die Cuticularschichten von den anderen, inneren jetzt nur durch zartere Sch tung unterschieden.

Fig. 26. (800) Ilex aquifolium, Blatt. *A* Querschnitt durch den Mittelnerven der Unter seite. *a b* cuticulare Schichten, die inneren, *b*, durch Chlorzinkjod gelb werdend und sich bis zu der subepidermalen Schicht reichende Grenzlamellen fortsetzend. Die äussere *a* Chlorzinkjod ungefärbt bleibend (wohl nur theilweise die eigentliche Cuticula?), *c*, *c* die nicht cuticularisirten Theile der Membranen. Aus Sachs, Lehrbuch. Vgl. dieses, p. 35. *B* Ein Zellen derselben Epidermis von der Aussenfläche gesehen.

Fig. 27. (800) Pinus Pinaster, Blatt, Querschnitt, Kante des Randes; *c* cuticular

1) v. Mohl, Verm. Schr. l. c. Schacht, Lehrb. l. c. Wigand, l. c. Fig. 48.

deckt von einer dicken, geschichteten, aber nicht in Cuticularschichten zerlegbaren Cuticula, von der aus schmale cuticulare Grenzstreifen zwischen den Seitenwänden der Zellen durch bis zu dem subepidermalen Gewebe laufen.

Wo die Cuticularschichten an nicht cuticularisirte Membran grenzen, ist die Grenzfläche entweder glatt, z. B. bei den meisten sub 1 erwähnten Zweigepidermen; oder uneben durch kleine zahlreiche Vorsprünge, welche wie Zähnchen in die Celluloselagen eindringen. Sehr kleine Vorsprünge dieser Art sind z. B. an den Zweigen von Taxus[1]), dem Blatte von Hoja carnosa; grössere scharfe Zähnchen an den Blättern vieler Aloë-Species (Fig. 25), den Phyllocladien von Ruscus aculeatus. Epidendron ciliare hat sowohl auf der die Cellulosewand aussen bedeckenden Fläche der Cuticularschichten, als auf den in die Seitenwände keilförmig einspringenden Leisten, als auch auf den in die Seitenkanten tiefer als die Leisten eindringenden spitzen, kantigen Zapfen derselben reichliche feine Zähnchen. An der Zweigepidermis von Prumnopitys elegans[2]) sind die Vorsprünge sehr gross, von der Form dicker, oft verzweigter stumpfer, ungleich grosser Platten und unregelmässig gekrümmt, so dass auf dünnen Schnitten oft einzelne abgeschnittene Stücke derselben inselartig in der nicht cuticularen Membran liegen. — Auf den Blättern mancher Proteaceen (Lomatia longifolia, Hakea ceratophylla, H. Baxteri[3])) sind die Vorsprünge stumpfe Wülste, die von Cellulose erfüllten Zwischenräume zwischen ihnen enge Spalten. Diese erscheinen in der Flächenansicht als Streifen, welche unregelmässig radial um einen centralen, bei langgestreckten Zellen auch um 2 excentrische Punkte geordnet, manchmal auch verzweigt und durch Anastomosen verbunden sind; auf senkrechten Durchschnitten stellen sie schmale helle Radialstreifen dar; durch Chlorzinkjod werden sie als Fortsätze der inneren Celluloselage blau, während die Cuticularschichten mit ihren vorspringenden Wülsten braune Färbung annehmen. Dieses Verhalten hebt für diese Fälle die von Nägeli ausgesprochenen Zweifel über die Natur genannter Spalten.

Hinsichtlich der inneren Structur der Cuticularschichten ist hier nicht einzugehen auf die verdickten Zellwänden allgemein zukommenden Erscheinungen der Schichtung, Streifung, Areolirung[4]). Verschiedene successive Schichten oder Schichtencomplexe (Schalen) sind in vielen Fällen in verschiedenem Maasse cuticularisirt, daher von verschiedener Lichtbrechung und verschiedener Färbung durch Jodpräparate. Z. B. bei Ilex aquifolium (vgl. oben, Fig. 26), Aloë soccotrina, Fourcroya gigantea, Taxus baccata (Petunikow, l. c. Tab. III, Fig. 3, 4, 7, 9). Das Gleiche gilt von den successiven zur Oberfläche senkrechten Streifen für manche Fälle. Hakea Candolleana Meisn. hat z. B. ganz ähnliche Streifung, wie die oben für H. ceratophylla beschriebene, die Streifen liegen aber in den Cuticularschichten, reichen nicht nach innen bis zur Cellu-

i innere nicht cuticularisirte Schichten der Epidermiszellen. *c'* sehr grosse und sehr dickwandige in der Kante liegende Zelle. — *g*, *i'* Hypoderm. *p* Chlorophyllparenchym, *pr* contrahirter Protoplasmakörper der faltig-gebuchteten Zelle. Aus Sachs, Lehrb.

1) Graf z. Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871, 536.
2) Graf z. Solms-Laubach, l. c.
3) Nägeli, Sitzungsber. d. Bayr. Academie 7. Mai 1864. Taf. II, 19, 20.
4) Vgl. Hofmeister, Bd. I dieses Handb. § 27, 28.

loselage und werden durch Chlorzinkjod hell gelb, während die übrigen Cuticularschichten braun werden[1]. Epidendron ciliare zeigt in Chlorzinkjod breite zur Oberfläche senkrechte Streifen von abwechselnd bedeutend verschiedener Färbungsintensität.

Eine andere, ebenfalls in Zellcomplexen allgemein vorkommende Erscheinung, nämlich das von der übrigen Membran verschiedene optische und chemische Verhalten der Grenzschichten oder Grenzlamellen aneinanderstossender Zellen tritt in den Cuticularschichten vielfach besonders auffallend hervor. Scharf gezeichnete, dünne, nach innen zu allmählich bis zum Verschwinden ausgekeilte Grenzlamellen springen von der Cuticula aus, Fortsätzen dieser gleichend, nach innen zwischen die cuticularisirten Seitenwände vieler Epidermen. Sie werden durch die Reagentien, welche die Cuticularsubstanz zerstören, auch zerstört, bestehen daher aus dieser ganz oder grösstentheils (vgl. Fig. 25 c und Fig. 27). Bei anderen Epidermen (z. B. Acer striatum, Dianthus Caryophyllus u. a. m.) sind am frischen intacten Präparat Grenzschichten nicht sichtbar oder kaum angedeutet. Aber auch hier werden durch Reagentien, welche die Cuticularsubstanz zerstören, die Seitenwände aneinanderstossender Zellen getrennt, was auf eine zarte, ganz oder grösstentheils aus Cuticularsubstanz bestehende Grenzschicht schliessen lässt.

Mit dem Namen Cuticula bezeichnete Ad. Brongniart[2] zuerst diejenige oberflächliche homogene Lamelle der Epidermis, welche allein übrig bleibt, wenn alles andere durch Fäulniss oder Einwirkung von Schwefelsäure zerstört ist. Die Namen der von ihm untersuchten Pflanzen zeigen an, dass er dabei die Cuticularschicht von der Cuticula nicht unterschied, denn nach der Maceration bleiben beim Blatte von Dianthus Caryophyllus z. B. beide als zusammenhängende Haut zurück, bei dem von Potamogeton lucens nur die Cuticula, weil die Cuticularschicht fehlt. Auch bei den Beobachtern der nächsten Folgezeit[3] wird die Unterscheidung beider Theile vermisst, auf deren anatomische und stoffliche Verschiedenheit Mohl, Bot. Ztg. 1847, p. 499 ff. zuerst aufmerksam machte.

Für die Cuticularschicht wurde mit dieser Arbeit Mohl's die von ihm selbst und von Meyen früher vertheidigte Ansicht, nach welcher die »Cuticula« ein Theil der äusseren Membranen der Epidermiszellen selbst ist, bestimmt erwiesen, die Ansicht Anderer (Treviranus, Schleiden, Grundz.), welche sie für ein »Secretions-Ausschwitzungsproduct« der Epidermis hielten, beseitigt. Was die Cuticula selbst betrifft, so sagt Mohl: »wenn Jemand dieselbe einer Secretion der Epidermiszellen zuschreiben will, so habe ich gegen diese Vorstellung keine Einwendung zu machen; einen Beweis für die Richtigkeit derselben beizubringen, wird jedoch schwer sein«, was er durch die bei vielen Pflanzen vorkommenden Streifungen begründet, aus welchen doch auf eine bestimmte Organisation und nicht eine Entstehung aus einfach erhärteter ausgeschwitzter Flüssigkeit zu schliessen sei. Cohn (De Cuticula in Linnaea, Bd. 23, 1850) gab dann, vorzugsweise auf Grund von an Haaren angestellten Untersuchungen, eine klare Darstellung des Sachverhalts. Wigand[4] nahm auch für die Cuticula die Zugehörigkeit zu den Zellmembranen der Epidermis in Anspruch und verthe-

1) Die von Nägeli, l. c. Fig. 14, 15, Schacht, Lehrb., Taf. III, 27, 28 für H. florida v. Mohl, l. c. Fig. 18 für H. gibbosa dargestellten Streifen dürften sich denen von H. ceratophylla anschliessen.

2) Ann. sc. nat. 2e Série, I, p. 65. Die erste Beschreibung gab Brongniart in d. Annales sc. nat. 1e Série, Tom. XXI, p. 427 (1830).

3) Treviranus, Physiol. I, 448. Meyen, Physiol. I, 176. v. Mohl, Linnaea 1842 u. Verm. Schriften p. 260 ff.

4) Intercellularsubstanz und Cuticula. Braunschw. 1850, p. 36 ff.; Botanische Untersuchungen (1854), p. 67. Flora 1861, p. 81 ff. Das in diesen Arbeiten von der Intercellularsubstanz Gesagte berührt die vorliegende Auseinandersetzung selbstverständlich nicht.

digte seine Anschauung gegen die allerdings verworrene von Schacht (Pflanzenzelle; Lehrbuch I.). Hofmeister betrachtet sie als Theil der Epidermis-Zellmembran [1]).

Stellt man gegenüber den derzeit bekannten, grossentheils oben resumirten Thatsachen die Frage, ob die Cuticula aus Theilen sämmtlicher Epidermiszellen besteht oder etwas von diesen verschiedenes ist, so muss die Antwort im letzteren Sinne ausfallen, auch wenn man nur die anatomischen Verhältnisse berücksichtigt, die stoffliche Differenz ganz bei Seite lässt [2]). Wenn sich Payen's Angabe [3]) auch bestätigen sollte, nach welcher die Cuticula von Cereus peruvianus, nach successiver Behandlung mit kochender Salpetersäure, Wasser und Ammoniak unter dem Deckglase hin- und hergeschoben, in eckige, je einer Epidermiszelle entsprechende Stücke zerfällt, so ist dies nur ein vereinzelter Ausnahmefall. Ueberall anderwärts wächst die Cuticula, nachdem sie auf dem wenigzelligen Embryo einmal angelegt ist, ihre ursprünglichen Eigenschaften im Wesentlichen beibehaltend, über den Epidermiszellen und mit diesen Schritt haltend fort, weder an alten noch an jüngeren Theilen zerlegbar in die zu irgend einer Zeit veränderten Aussenlamellen einzelner Epidermiszellen oder Epidermiszellcomplexe. Auch wenn sie sammt den von ihr bedeckten Membranen aus reiner Cellulose bestände, wäre sie, anatomisch betrachtet, eine Membran für sich, welche dem ganzen Gliede oder der ganzen Pflanze gemeinschaftlich angehört und von den Wänden der Einzelzellen unterschieden werden muss. Ihre genetische Beziehung zu den angrenzenden Celluloseschichten ist hierdurch nicht ausgeschlossen; sie muss vielmehr zunächst von diesen her kommen überall da, wo sie an einer freien Oberfläche wächst oder regenerirt wird, wo also die (z. B. für die im Embryosack eingeschlossene Keimanlage denkbare) Möglichkeit einer Auflagerung von aussen her ausgeschlossen ist. Auch wenn man von den Embryoanlagen, den hier ferner liegenden Pollenzellen u. s. w. absieht, ist selbst an freien Oberflächen — bei der Entwicklung der Spaltöffnungen — klar zu beobachten, dass zuerst die Cellulosemembran allein vorhanden ist und später die Cuticula auf ihr erscheint. Wo man also auf die ersten Anfänge der Cuticularbildung zurückgehen kann (vgl. Hofmeister, l. c.), ist zuerst die Cellulosewand allein vorhanden, nachher in Cuticula und Cellulosemembran gesondert; wo die Cuticula an freier Oberfläche wächst, kann das Material für sie zunächst nur aus den Cellulosemembranen kommen. Ein Product der Aussonderung dieser und somit der Zellen, welchen sie angehören, ist sie daher jedenfalls.

Die Cuticula ist von der Cellulosemembran in ihrer stofflichen Zusammensetzung verschieden; sie besteht jedenfalls ihrer Hauptmasse nach aus Cutin, auch wenn (was nicht zugegeben sein soll) Hofmeister's [4]) Beobachtung, dass die Cuticula der Blätter von Orchis Morio, Hoja carnosa nach dreiwöchentlicher Maceration in Kalilösung durch Jodkaliumjod »deutlich« blau wurde, einen Cellulosegehalt anzeigen sollte. Es stellt sich daher die Frage, wo das Cutin herstammt, welches das Material und welches der Ort seiner Erzeugung ist. Da es zunächst nur aus den Epidermiszellen kommen kann, ursprünglich auf der anscheinend reinen Cellulosemembran erscheint, später auch innerhalb dieser, in der Cuticularschicht vorhanden ist, und im Protoplasma und Zellsaft zu keiner Zeit gefunden wird, so ist seine Entstehung in der Cellulosemembran und aus Cellulose wahrscheinlich, ein sicherer Nachweis hierfür aber auf Grund der vorliegenden Thatsachen nicht zu führen.

Es braucht hier nicht hervorgehoben zu werden, dass die Cuticula von Anfang an als scharf gesonderte Hautlamelle abgesondert wird, für welche von Anfang an eine bestimmte Structur zu postuliren ist, und dass jene alte Anschauung, nach welcher bei Aussonderung oder Secretion an eine ausfiltrirte, früher oder später erhärtende Flüssigkeitsmasse gedacht wurde, hier so wenig wie bei den meisten anderen »Secretionen« zutrifft. Vgl. § 17, 19.

Hinsichtlich der Herkunft des in der Cuticularschicht der Zellwände infiltrirten Cutins gilt selbstverständlich das für die Cuticula Gesagte. Was die Anlegung und das Wachsthum dieser Schicht betrifft, so beobachtet man allerdings in manchen (übrigens noch näher zu studirenden) Fällen eine nach und nach von aussen nach innen fortschreitende Cutisirung der Cellulosemembran, so in den oben genannten Beispielen von Psilotum und Selaginella. Wohl in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle — worüber jedoch auch noch

1) Pflanzenzelle p. 159, 248, 257 etc.
2) Vgl. Cohn, l. c. p. 382.
3) Vgl. Hofmeister, l. c. p. 251.
4) Pflanzenzelle p. 257.

eingehendere Untersuchung nothwendig —, z. B. Blätter von Agave americana[1]), Aloe-Arten, Zweige von Acer striatum[2]), werden aber die Cuticularschichten in ihrer definitiven scharfen Umgrenzung als dünne Lamellen angelegt und wachsen als cutinhaltige Lagen zu ihrer definitiven Stärke heran, gegen die mitwachsende Celluloschaut immer scharf abgegrenzt. Dass sie durch successive nach innen fortschreitende Cutisirung diesen Zuwachs erhalten, ist zwar denkbar, aber aus der Beobachtung nicht ersichtlich.

Die Meinung von Hartig und Karsten[3]), wonach die Cuticula die fortwachsende Urmutterzellhaut der Pflanze sei, hat, gegenüber dem derzeit, zumal über ihre Regeneration, ihr Eintreten in die Spaltöffnungen und über die innere Cuticula Bekannten, kaum mehr historisches Interesse.

Der die Cuticula bildende, in der Cuticularschicht enthaltene Körper, welcher Cuticularsubstanz, oder nach Frémy Cutin genannt wird, ist seiner chemischen Zusammensetzung nach nicht mit voller Klarheit bekannt. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass es sich nicht überall um den gleichen Körper handelt, dass z. B. wesentliche Verschiedenheiten bestehen zwischen der intensiv braun gefärbten Substanz cutisirter Farnepidermis und dem farblosen oder schwach gefärbten Cuticularstoff phanerogamer Epidermen. Die Untersuchungen über den in Rede stehenden Körper beziehen sich fast ausschliesslich auf letztere. Auf Grund von Payen's Arbeiten[4]) wurden die cuticularen Substanzen als stickstoffhaltige Verbindungen — Producte der Veränderung der Cellulose unter Aufnahme einer Stickstoffverbindung — angesehen.

Frémy[5]) isolirte die Cuticula verschiedener Blätter, Blüthentheile und Früchte (Ins, Camellia, Aepfel) und fand die nach Kochen mit verdünnter Chlorwasserstoffsäure und nachheriger successiver Behandlung mit Kupferoxydammoniak, Chlorwasserstoff, Kali, Aether und Alkohol in ihrer ursprünglichen Structur rückbleibende, elastische dehnbare Haut stickstofffrei, bestehend aus dem Körper, den er C u t i n nennt, und dessen procentische Zusammensetzung er auf C 73,66, H 11,37, O 14,97 angibt. Das Cutin zeigt die oben (S. 78 angegebenen Eigenschaften; es gibt bei Erhitzung fette Säuren, bei Einwirkung kochender Salpetersäure Korksäure, und ist in kochender concentrirter Kalilösung verseifbar. — Die Cuticula sammt den Cuticularschichten des Blattes von Agave americana zeigten mir nach ihrer Isolirung durch das Frémy'sche Verfahren ihre Structur vollkommen erhalten; sie enthielten noch mikrochemisch nachweisbare Spuren von Cellulose. Eine damals in Halle, in Prof. Stohmann's Laboratorium ausgeführte Elementaranalyse erwies die Substanz v o l l k o m m e n stickstofffrei.

§ 17. In Begleitung der cuticularen Körper treten meist w a c h s a r t i g e auf, d. h. Kohlenstoffverbindungen, deren chemische Constitution allerdings noch genauerer Untersuchung bedarf und vielleicht der des Bienenwachses wenig nahe steht, welche aber nach ihren derzeit bekannten physicalischen Eigenschaften, wie Löslichkeit, Schmelzbarkeit unter 100° u. s. w. den genauer bekannten Wachsarten ähnlich sind und daher einstweilen kurz als **W a c h s** bezeichnet werden. Was die Löslichkeit betrifft, so sind alle die hierher gehörigen Wachskörper in kaltem Alkohol nicht oder sehr schwer, in kochendem vollkommen löslich, in Aether lösen sich die meisten, doch nicht alle, schon ohne beträchtliche Temperaturerhöhung. Schon nach den vorliegenden unvollständigen Untersuchungen erweisen sich viele Wachsarten der Epidermis

1) Vgl. Oudemans, Mémoire sur les stomates etc. C. rend. de l' acad. d'Amsterdam Vol. XIV.

2) Vgl. Bot. Ztg. 1871, p. 596, Taf. II, Fig. 29—35.

3) Bot. Ztg. 1848, 730. Vgl. Hofmeister, l. c. 251.

4) Ausführliches bei Hofmeister, l. c. p. 249 ff.

5) Comptes rendus, Tom. 48, 669. Ann. sc. nat. 4e Sér. Tom. XII, p. 331. Ueber Payen's Einwendungen gegen Frémy vgl. Comptes rendus Tom. 48, 898. Ferner die Uebersicht über die betr. Discussion in Kopp und Will, Jahresber. üb. d. Fortschritte der Chemie für 1859, p. 529 ff., speciell p. 536, 539.

als Gemenge von zwei oder mehreren differenten Körpern; manchen ist in kaltem Alkohol leicht lösliches Harz in erheblicher Quantität beigemengt, z. B. dem Wachs der Ceroxylon-, Klopstockia- und Chamaedorea-Stämme; anderen Stämme von Chamaedorea und Kerria) eine Silicium-Verbindung.[1])

Das Wachs findet sich, nach den vorliegenden Untersuchungen nicht in der Epidermis submerser und im Boden wachsender Theile. In den von Luft umgebenen Epidermen dagegen kommt es in sehr allgemeiner, vielleicht ausnahmsloser Verbreitung vor, und zwar theils der Zellwand eingelagert, theils auf der Aussenfläche der Cuticula ausgeschieden als Wachs-Ueberzug.

Wachseinlagerung kommt nur in den Wänden vor, soweit sie aus Cutin bestehen oder solches enthalten, nicht in der relativ reinen Cellulosemembran; sie findet sich sowohl bei solchen, welche zugleich Wachsüberzüge ausscheiden, als auch bei anderen, denen die Auscheidung fehlt oder nur in ganz geringem Maasse zukommt, wie den Stämmen und Aesten von Acer striatum, Sophora japonica, Jasminum fruticans, den Laubblättern von Cycas revoluta, Aloë verrucosa, Epidendron ciliare, Hoja carnosa. Das eingelagerte Wachs ist in der cuticularen Membran in Form an frischen Präparaten optisch nicht erkennbarer kleiner Theilchen infiltrirt. Es wird anatomisch nachgewiesen, indem man es aus dünnen, vorsichtig unter Wasser erwärmten Schnitten ausschmilzt, wobei es in Form kleiner Tropfen aus Cuticula und Cuticularschichten austritt. Kochender Alkohol zieht es aus den Membranen aus. Diese behalten nach der Ausschmelzung oder Lösung ihre ursprüngliche Structur, bei sehr reichlicher Wachsinfiltration aber (Acer striatum, Klopstockia) unter beträchtlicher Volumenverminderung, welche auch bei nachheriger Einwirkung von Wasser verbleibt.

Wachsüberzüge werden auf der Aussenfläche der Cuticula ausgeschieden in vier Haupt-Formen, welche bezeichnet werden können als 1) Schichten oder Krusten, 2) Stäbchen-Ueberzug, 3) Einfache Körnerschicht, 4) Gehäufte Ueberzüge.

Die Schichten oder Krusten sind der Cuticula aufgelagert in Form einer zusammenhängenden Membran. Auf vielen Epidermen bildet diese eine glashelle, glatte, spröde, daher an der abpräparirten Epidermis meist rissige, in eckige Stücke zersprungene Glasur, deren Dicke auf etwa 1 μ zu schätzen ist. So z. B. auf dem Laube von Thuja orientalis, occidentalis, von Sempervivum tectorum, calcareum, dem jungen Stengel fleischiger Euphorbien (E. caput Medusae L., E. ornithopus, E. canariensis, piscatoria, balsamifera Ait.[2])), von Lepismium paradoxum Salm., Kerria japonica. Sehr zarte eckige, homogene Blättchen, den Trümmern einer zarten Wachshaut ähnlich, finden sich gleichsam als rudimentäre Form der Glasurüberzüge auf manchen glatten, glänzenden Epidermen: Cereus alatus, Opuntiae spec., Blatt von Fuchsia globosa, Taxus baccata, Blatt und Stengel von Portulaca oleracea.

In anderen Fällen erreichen die Wachsschichten sehr beträchtliche Mächtig-

---

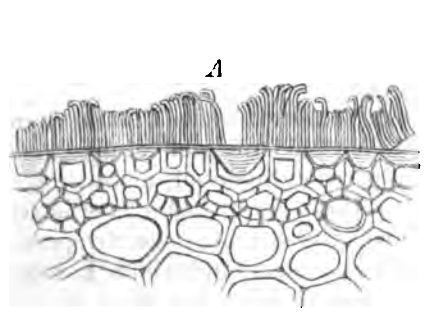
1) Ueber die Zusammensetzung der betr. Körper vgl. Wiesner, Bot. Ztg. 1876, 225. Nachträgl. Anm.

2) Schacht, Lehrbuch II, 559.

keit und zeigen alsdann eine mehr oder minder complicirte Structur, Schichtung parallel der Oberfläche, senkrecht zu dieser gerichtete Streifung und Felderung oder beides zusammen. Die Wachskruste von Euphorbia canariensis erreicht auf alten Aesten bis 70 μ Dicke und zeigt deutliche Schichtung; die von Kerria wird über 5 μ dick und ebenfalls geschichtet. Die Stämme von Chamaedorea-Arten, zumal Ch. Schiedeana Mart. sind von einer bis 14 μ dicken spröden kieselhaltigen geschichteten Wachsglasur bedeckt. Weit massiger, bis 5 ^{mm} Dicke erreichend und reiche Schichtung und Areolirung zeigend tritt der Wachsüberzug auf an der Stammepidermis der andischen Wachspalmen Ceroxylon und Klopstockia. Die jungen Blätter von Corypha (Copernicia) cerifera sind beiderseits von einer ebenfalls senkrecht zur Oberfläche gestreiften, nur 15—19 μ dicken Wachsschicht bedeckt, welche, von dem getrockneten Blatte abgebröckelt, als das brasilianische Carnauba-Wachs gesammelt wird. Die Stengel und Blätter von Panicum turgidum Forsk. sind von einer bis 30 μ dicken, senkrecht zur Oberfläche gestreiften und spaltbaren Wachskruste bedeckt.

Die dünne, der von S. tectorum sonst gleich beschaffene Wachsglasur der Blätter von Sempervivum glaucum ist auf ihrer Aussenfläche feinwarzig-uneben, die der Blätter von Cotyledon orbiculata L. mit zahlreichen aufrecht-convergenten Fortsätzen von der Form 10 μ hoher und gegen 1 μ dicker Stäbchen versehen.

Letztere vermitteln den Uebergang von der besprochenen Form des Wachsüberzugs zu dem **Stäbchen-Ueberzug**, welcher die Epidermis der Blattunterfläche von Aechmea farinosa bedeckt, vorzugsweise aber vorkommt bei vielen Scitamineen und Gramina; z. B. an der Blattunterfläche und den Blatt-



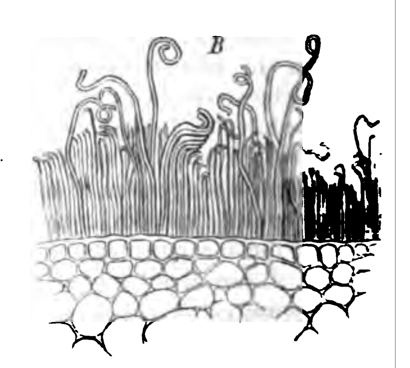



Fig. 28.

stielen von Heliconia farinosa, Strelitzia ovata (Fig. 29), Musa spec., Hochblättern von Cannaarten; Internodien und Knoten von Saccharum officinarum (Fig. 28), Eulalia japonica Trin.; — auf den kurzen, minder verkieselten Epidermiszellen an den Blattscheiden und der Unterfläche der Lamina letztgenannter Arten, ferner daselbst und an den Stengeln von Sorghum-Arten. Con

Fig. 28. Querschnitte durch den Stengel von Saccharum officinarum. *A* (375) Oberfläche eines erwachsenen jungen Internodiums, *B* (142) eines eben solchen Knotens.

Lacryma, u. a. m. Aus Wachs bestehende Stäbchen stehen hier senkrecht auf der Cuticula, entweder in relativ weiten, ihre Dicke erreichenden oder übertreffenden Abständen von einander, oder bis zur Berührung einander genähert. Die Stäbchen sind den Epidermiszellen etwa gleichhoch (Strelitzia, Internodien von Saccharum, u. a.) oder in den meisten Fällen beträchtlich höher — die längsten, zumal die an den Knoten von Saccharum beobachteten bis über 100 und 150 μ hoch, unter sich jedoch meist sehr ungleich. Ihre Dicke beträgt durchschnittlich und meistens etwa 1 μ, bei den grössten aber oft das 3—4fache. Ihre Gestalt ist cylindrisch oder —, wiederum bei den stärksten, mehr oder minder kantig oder bandförmig-plattgedrückt. Sie sind an ihrem untern, der Epidermis aufsitzenden Theil gerade, die oberen Enden aber bei den kürzeren kurz-hakenförmig, bei den grösseren sehr stark nach Art eines Krummstabes oder einer korkzieherähnlichen Locke gekrümmt; — ihre Substanz homogen oder, bei den grossen, der Länge nach fein gestreift. Für das blosse Auge stellen die Stäbchenüberzüge eine je nach der Grösse und Zahl der Stäbchen verschieden massige, leicht abzuschabende oder abzuwischende, weisse, mehlige Bedeckung der Oberfläche dar — am auffallendsten an den Blättern genannter Heliconia, den Knoten von Saccharum.

Als einfache Körnerschicht wird die Form des Ueberzugs bezeichnet, bei welcher der Cuticula Wachskörnchen in einfacher Lage nebeneinander, nicht übereinander gehäuft, aufgelagert sind. Die Körnchen haben durchschnittlich die Grösse von gegen 1 μ; sie sind rundlich oder von der Gestalt sehr kurzer, zur Oberfläche senkrechter Stäbchen (z. B. Allium fistulosum, Zweige von Acer striatum) und bilden in letzterer Form den Uebergang zu den Stäbchenüberzügen. Sie liegen entweder in weiten Abständen von einander (z. B. Blattoberseite von Tropaeolum majus, Begonia semperflorens u. a. Spec. Vitis vinifera) oder einander bis auf schmale Interstitien, oder bis zur dichten Berührung genähert — letzteres z. B. bei den erwachsenen Blättern von Tulipa, Echeveria pumila u. a. Spec., Dianthus Caryophyllus, dem Roth- und Weisskohl u. s. f. Wo die Körnchen in nicht zu weiten Abständen von einander stehen, bilden sie den weissen oder blauen, abwischbaren Reif, welchem so viele als glaucae bezeichneten Theile ihre glaucedo verdanken. Von den unzähligen hierher gehörenden Beispielen seien ausser den schon erwähnten noch genannt: die nicht stäbchentragendeu Theile der Epidermis der oben namhaft gemachten Gräser, die Blätter von Iris germanica, pallida, Galanthus nivalis, Allium, Brassica oleracea varr., Mesembryanthemum spec., Calandrinia speciosa, die obere Partie der Innenseite der Blattkanne von Nepenthes (Wunschmann l. c.).

Eine grosse Anzahl bereifter und glauker Theile von Pflanzen aus den verschiedensten Familien ist von dem Wachs-Reife der vierten Form bedeckt, welche gehäufter Wachsüberzug darum genannt wurde, weil er ein Haufwerk sehr zarter Stäbchen oder Körnchen darstellt, welche nicht in einfacher, sondern in mehreren unregelmässigen Lagen die Cuticula bedecken. Beispiele für gehäufte Stäbchen sind die weissen Eucalypten (E. globulus, pulverulenta) Acacien (A. Hügelii, cultriformis), Lonicera implexa Ait., Andromeda dealbata; Secale cereale, Elymus arenarius; Encephalartos horridus; für die gehäuften Körnchen: Kleinia ficoides, Ricinus communis, Blattunterfläche von Abies

pectinata und Verwandten. Intermediäre Formen zwischen der dritten und vierten Form finden sich zuweilen, z. B. Blätter von Agave americana.

Die Wachsüberzüge bedecken meist gleichförmig oder mit den für Sorghum, Eulalia u. s. w. für die verschieden gestalteten Epidermiszellen angegebenen Formunterschieden die ganze Epidermisfläche; die körnigen und gehäuften auch die Spaltöffnungs-Schliesszellen bis zum Spalteneingang. Die untersuchten Schichtenüberzüge lassen, sofern sie dem entfalteten Theile zukommen, die Spaltöffnungen frei oder sind wenigstens auf den Schliesszellen bis zur Unkenntlichkeit dünn. Die Wachsschicht des jungen unentfalteten Blattes der Carnauba-Palme bedeckt dagegen auch die Spaltöffnungen ganz vollständig; diese werden jedoch bei der Entfaltung frei gelegt werden, da das spontane Abbröckeln der Wachsschicht am entfalteten Blatte zwar nicht direct beobachtet, aus den vorliegenden Daten jedoch mit Bestimmtheit zu vermuthen ist. — Bemerkenswerthe Besonderheiten in der Vertheilung der Stäbchen zeigen



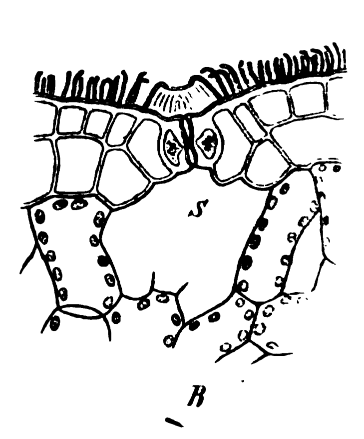


Fig. 29.

einige Scitamineen. Auf dem Blatte von Musa ornata stehen die kurzen Stäbchen vorzugsweise, wenn auch nicht ausschliesslich über den Kanten der Epidermiszellen. Strelitzia ovata (Fig. 29) hat über die ganze untere Blattfläche vertheilte Stäbchen. Diejenigen, welche auf den eine Spaltöffnung umgebenden ringförmigen Zellreihen stehen, convergiren mit ihren hakig gekrümmten Enden gegen die Spaltöffnung und auf der Kante der Wand, welche die zwei halbmondförmigen Nebenzellen von den umringenden Epidermiszellen trennt, steht eine aus Wachs bestehende Leiste von der Form eines nach aussen conisch verschmälerten Ringes mit einwärts gebogenem Rande und radialer Streifung.

Fig. 29. Strelitzia ovata. *A* Unterfläche der Epidermis eines noch in Entfaltung begriffenen Blattes, auf den Epidermiszellen in Entwicklung begriffene Wachsstäbchen, rings um die Spaltöffnung der gestreifte Ring. *B* Querschnitt eines erwachsenen Blattes, Epidermis mit einer Spaltöffnung (über der weiten Athemhöhle *S*), den Stäbchen und dem Ringe. Unter der Epidermis grosszellige Hypodermschicht, unter dieser die chlorophyllführenden Zellen des Blattparenchyms (375). —

welche ihn wie aus vielen convergenten Krummstäbchen zusammengefügt erscheinen lässt. Die Aussenfläche der Nebenzellen selbst und der Schliesszellen ist frei von Wachsüberzug, die Spaltöffnung wird gegen diesen durch den Ring gleichsam abgegrenzt. Andere Strelitzia-Arten zeigen den Ring ebenso, die Form und Vertheilung der Stäbchen von S. ovata verschieden.

Bau und Entwicklung der Wachsüberzüge und Wachseinlagerungen sind vom Verfasser dieses Buches in einem längeren Aufsatze (Bot. Ztg. 1871) beschrieben worden. In diesem ist auch die sehr spärliche ältere Literatur über den Gegenstand besprochen. Ein paar Zusätze brachte dann Wiesner (Bot. Ztg. 1871, p. 769). Für mancherlei Details muss auf diese Specialarbeiten verwiesen werden. Hier sei zu dem oben Gesagten nur Weniges hinzugefügt.

Die innere Structur der Wachsüberzüge, welche bei den Stäbchen in der Streifung, d. h. in dem Vorhandensein von Längsschichten wechselnd ungleichen optischen Verhaltens angedeutet ist, erreicht bei den dicken Schichten eine complicirte Gliederung. Bei dem untersuchten Material von Klopstockia cerifera Karst. (Fig. 30) betrug ihre Dicke bis 0,66 mm. Sie wird über jeder Spaltöffnung von einem geraden, senkrechten (Luft und Pilzfäden enthaltenden) Kanal (S—S') durchbrochen. Sie ist zusammengesetzt aus prismatischen Stücken, von denen jedes genau auf eine Epidermiszelle passt, und welche nicht getrennt neben einander gestellt, sondern durch eine homogene Zwischen- oder Grundmasse lückenlos verbunden sind. Diese stellt auf dünnen Durchschnitten glashelle Grenzstreifen zwischen den Seiten der Prismen dar. Von letzteren zeigt jedes in seinem Innern: 1) reiche, zarte, der Aussenfläche der zugehörigen Epidermiszelle parallele Schichtung, dunklere und helle Lagen abwechselnd, die hellen den hyalinen Grenzstreifen gleich; 2) zu den Schichten und der Oberfläche senkrechte dunklere Längsstreifen, um so dichter, je näher den Seitenflächen des Prisma in der hyalinen Substanz verlaufend; 3) zarte Streifen, welche von den Seitenflächen aus unter einem Winkel von 30—40° schräg und leicht bogig gegen die Epidermis und die Mittellinie des Prismas laufen, letztere jedoch nicht erreichen. Bei schwächerer Vergrösserung sind sie nicht, die Längsstreifen nur schwach sichtbar, die Schichten anscheinend ununterbrochen von einem Prisma zum andern fortgesetzt; so in der Fig. 30.

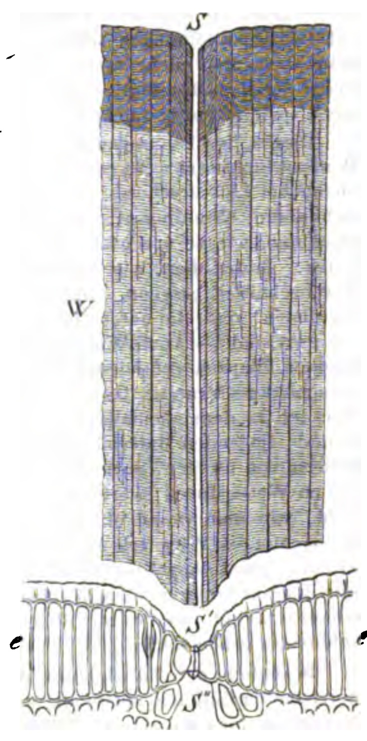


Fig. 30.

Streifungen und Schichtungen einfacherer Art zeigen die Wachsablagerungen auf den Chamaedorea-Arten, Euphorbien, dem Panicum turgidum, den Früchten von Myrica cerifera; eigenthümlich complicirt ist der Wachsüberzug der Frucht von Benincasa cerifera, welcher aus einer netzförmigen Schicht und Bündeln gitterartig querverbundener Stäbchen besteht.

Fig. 30. (116) Klopstockia cerifera, Stamminternodium, Querschnitt. e—e Epidermis. S'—S'' Spaltöffnung mit 2 kleinen Schliesszellen zwischen 2 grösseren Nebenzellen. W Wachsüberzug, auf das Epidermisstück, über welchem er steht, passend. S—S' der zur Spaltöffnung führende Kanal.

Die Wachsschicht auf dem jungen Blatte der Corypha cerifera ist zuerst von Wiesner (l. c.) beschrieben worden, meines Erachtens nicht in allen Einzelheiten richtig. Ich finde an dem von Prof. Wiesner freundlichst erhaltenen Material folgendes. Beide Blattflachen sind bedeckt von einer weissen Schicht, an welcher mit stärkerer Vergrösserung dreierlei Formbestandtheile in der Flächenansicht hervortreten: 1) eine helle, durchscheinende Grundmasse; in dieser 2) dunklere (bläuliche) Fleckchen und 3) weit hellere durchsichtigere Stellen in Gestalt sehr verschiedenartiger, theils schmal spaltenförmiger, theils rundlicher Figuren. Die letzteren hellen Stellen sehen aus wie Lücken in der Substanz, und mögen hier so genannt sein. Dünne senkrechte Durchschnitte zeigen, dass sie tiefen, röhrenförmigen Depressionen der Aussenfläche entsprechen, aber nicht durchgehenden Löchern; ob solche vielleicht vereinzelt vorkommen, sei dahingestellt. Die drei Formbestandtheile sind ungleich vertheilt nach den in der Blattfläche wechselnden, spaltöffnungsführenden und spaltöffnungsfreien Längsstreifen. Auf jenen sind die Lücken sehr dicht und zahlreich, die Stellen zwischen ihnen bilden ein enges sehr unregelmässiges Netz, dessen Substanz vorwiegend das dunklere, bläuliche Ansehen hat. Am dichtesten und engsten ist das Netz auf den Spaltöffnungen selbst, d. h. den Schliesszellenpaaren, der Spalte entspricht manchmal, aber nicht immer eine schmale spaltenförmige Lücke. Auf den spaltöffnungsfreien Streifen des Blattes ist die Wachsschicht homogener; sie zeigt mehr vereinzelte, meist spaltenförmige Lücken.

Diesen Erscheinungen der Flächenansicht entsprechend, zeigt der Durchschnitt der Wachsschicht senkrecht zur Oberfläche stehende, parallele, gerade Streifen, von wechselnd ungleicher Lichtbrechung; die helleren entsprechen theils den Lücken, theils der durchsichtigeren Grundmasse; auf den lückenreichen spaltöffnungsführenden Stellen ist die Streifung, wie zu erwarten, weit dichter und stärker vortretend als an den spaltöffnungsfreien. Bilder aber, wie Wiesner's Fig. *b*, habe ich nirgends, am wenigsten auf scharfen Durchschnitten gesehen. Der gegebenen schematischen Beschreibung ist schliesslich hinzuzufügen, dass die unterschiedenen Regionen nicht überall ganz scharf von einander abgegrenzt sind. — Auch Wiesner's Beschreibung des Zuckerrohrwachses stimmt mit den an frischen Pflanzen gefundenen Erscheinungen so wenig überein, dass der Gedanke an eine verschiedene Structur des Ueberzugs bei verschiedenen Sorten oder Varietäten nahe lag. Was ich an dem ebenfalls von Wiesner freundlichst mitgetheilten, seinen Angaben zum Grunde liegenden Material sehen konnte, berechtigt mich zu solcher Annahme nicht. Die Spuren von dichter, normaler Stäbchenstructur sind deutlich zu erkennen, und in derselben Weise durch allerlei Störungen — zumal sind sehr viel Pilzfäden da — verundeutlicht, wie man es an alten Knoten von lebenden Pflanzen (vgl. Bot. Ztg. l. c. p. [illegible]) beobachtet. — Wiesner's Angabe, dass die Wachsschichten und Stäbchen sich im Polarisationsapparat doppeltbrechend erweisen, ist vollkommen richtig, dasselbe gilt für alle von mir hierauf untersuchten Wachsablagerungen und wurde meinerseits nur darum nicht früher erwähnt, weil es mir über die Beschaffenheit derselben keinen entscheidenden Aufschluss zu geben schien.

Bezüglich der Entwicklung der Wachsüberzüge ist nachgewiesen, dass sie auf der persistenten Cuticula auftreten, ausgeschieden werden und nicht einer Metamorphose und Metacrase der Cuticula und Zellmembran selbst ihre Entstehung verdanken, wie Frühere (Wigand, Karsten, Uloth) behauptet hatten. Wachs**schichten** können entstehen aus sehr dichten, einfachen Körnerüberzügen, durch seitliche Verschmelzung der an Zahl und Volumen zunehmenden Körner. Die typischen Schichten entstehen von Anfang an als solche; sie können (Kerria, Euphorbia, Chamaedorea) durch Intussusceptionswachsthum der Umfangszunahme des sie tragenden Theiles folgen. Die Ueberzüge treten auf, entweder schon in der frühesten Jugend des sie tragenden Stückes (Eucalyptus, Acacia, Dianthus, Echeveria, Carnauba-Palme) oder erst in späteren Entwicklungsstadien, z. B. erst mit der Entfaltung aus der Knospe (Blätter von Strelitzia, Heliconia, Galanthus, Tulipa, Cotyledon orbiculata, Stengel von Saccharum, Chamaedorea; Früchte von Myrica, Benincasa). Fälle der letzteren Art sind für das Entwicklungsstudium zu wählen. Das ausgeschiedene Wachs ist zuerst in der Zellwand resp. Cuticula nachweisbar und tritt **aus** dieser auf die Oberfläche; in keinem Falle ist eine Spur zu finden von Wachs, welches im Innern der ausscheidenden Zellen vorgebildet und **durch** die Membran hindurch nach Aussen gefördert würde.

Die körnigen und Stäbchenüberzüge bilden den leicht abwischbaren Reif oder Duft auf den Oberflächen. Nach dem Abwischen können sie regenerirt werden [1], vorausgesetzt, dass der Pflanzentheil ein für jeden Einzelfall besonders festzustellendes Entwicklungsalter nicht überschritten hat. Soweit die Erfahrungen reichen, hat der regenerirte Ueberzug dieselbe Structur, aber geringere Mächtigkeit wie der primäre.

§ 18. An die cuticularen Bildungen und Auflagerungen anzuhängen ist hier der Celluloseüberzug, welcher von Pfitzer [2]) auf dem Stengel von Restio diffusus gefunden wurde, anderen verwandten Arten aber fehlt und entwicklungsgeschichtlich noch nicht erklärt werden konnte. Auf der Aussenfläche der derben grosszelligen cuticularisirten Epidermis dieser Pflanze liegt eine farblose, ziemlich homogene und durchsichtige, spröde, trocken leicht ablösbare Schicht von der Dicke einer starken Epidermisaussenwand. In die tiefen Gruben, in welchen die Spaltöffnungen liegen, geht die Schicht nicht hinein, ist vielmehr brückenartig über die Mündung gespannt und verschliesst diese bis auf eine sehr enge, zackig berandete Längsspalte. Unter der Schicht liegt die Cuticula; die Schicht selbst zeigt exquisite Cellulose-Reaction. Nach genauer Untersuchung des zu Gebote stehenden, wenig günstigen Materials kommt Pfitzer zu der sehr wahrscheinlichen Ansicht, dass diese die Cuticula bedeckende Schicht die desorganisirte äussere Zellenlage einer (mit Ausnahme des Spaltöffnungsumkreises) zweischichtigen Epidermis ist; eine Anschauung, welche besonders dadurch Unterstützung erhält, dass der Ueberzug in der Flächenansicht durch zarte Linien zellenartig gefeldert erscheint.

§ 19. Hautdrüsen. In den Zellwänden der Epidermis treten sehr allgemein verbreitet Harze, ätherische Oele und Gemenge beider, in Mengung damit auch, wenngleich seltener, in Wasser hochquellbare oder lösliche Pflanzenschleime (Bassorin), Gummi, Zucker auf. Diese Körper geben der Oberfläche, wo sie frei werden, klebrige Beschaffenheit; soweit sie flüchtig sind, werden sie als Riechstoffe wahrgenommen.

Im Gegensatz zu der Wachsbildung ist das Auftreten dieser Körper relativ selten über grosse Epidermisflächen verbreitet; meistens vielmehr localisirt, theils auf circumscripte Flecke in der ebenen Epidermis oder auf Zähne und andere Emergenzen, besonders häufig auf Haargebilde. [3])

Der herkömmliche Sprachgebrauch nennt die Stellen, an welchen die in Rede stehenden klebrigen oder flüchtigen Körper auftreten, Drüsen, Glandulae, die von diesen herrührende Oberflächenbeschaffenheit drüsig, jene Körper selbst das Secret, Secretions-, Absonderungsproduct der Drüsen. Er wendet diesen Ausdruck aber auch auf andere, zum Theil allerdings mit den in Rede stehenden in den allgemeinen Eigenschaften des Secrets übereinstimmende, bezüglich ihres Baues sehr verschiedene Organe an. Die der Epidermis angehörigen, als Drüsen gewöhnlich zusammengefassten Organe sind (mit wenigen, später zu betrachtenden Ausnahmen) durch sehr bestimmte anatomische Eigenschaften ausgezeichnet und daher mit einem bestimmten gemeinsamen Namen zu bezeichnen und von den übrigen zu unterscheiden. Sie seien daher Epidermis- oder Hautdrüsen genannt. Je nach der oben angedeuteten

1) De Candolle, Physiol., p. 233. Treviranus, Physiol. II. 44.
2) Pringsheim's Jahrb. Bd. VII, p. 564.
3) Bezüglich der Literatur sind daher die Citate auf S. 64 zu vergleichen.

Verschiedenheit in der Vertheilung und Ausdehnung der Drüseneigenschaften ist dann zu unterscheiden zwischen glandulösen Haargebilden (Drüsenhaaren-, Schuppen-, Zotten) und glandulösen Flächen oder Flächenabschnitten (Drüsen-Flächen, Drüsen-Flecken). Soweit letztere auf bestimmte Emergenzen localisirt sind, ist es bequem und zweckmässig, von drüsigen Emergenzen (Drüsen-Zähnen-Warzen etc.) zu reden.

Das Secret der Hautdrüsen tritt, soweit es anatomisch nachweisbar ist, zuerst immer in der Wand der Zellen auf und verleiht dieser eine eigenartige Structur. In den meisten Fällen betrifft diese die freie Aussenwand der Zellen ganz oder zum Theil; an derselben fällt eine blasige Auftreibung zunächst in die Augen, daher blasige Haut-Drüsen. In anderen Fällen tritt das Secret in den Wänden zwischen benachbarten Zellen auf, man kann sie Drüsen mit Zwischenwandsecret, kurzweg Zwischenwanddrüsen, nennen. Mit den von der Anwesenheit des Secrets unmittelbar herrührenden sind in den meisten aber nicht in allen Fällen anderweite Besonderheiten in Form und Structur der Drüsenzellen verbunden.

a. Blasige Haut-Drüsen. Die Structureigenheit der blasigen Drüsen besteht darin, dass der secernirte Körper auftritt an der Grenzfläche zwischen Cuticula und Zellmembran. Bei gleichbleibender Form und Turgescenz der Zelle hebt er in dem Maasse, als er an Menge zunimmt, die Cuticula blasig empor, entweder indem diese in gleichem Maasse und unter gleichbleibender oder zunehmender Dicke mitwächst, oder mit der Vermehrung des Secrets in ihrem Flächenwachsthum nicht Schritt hält, daher stark gedehnt und schliesslich leicht zersprengt wird. Von dem nach der Sprengung frei werdenden flüssigen Secret rührt die Klebrigkeit der Oberfläche her. Die zersprengte Cuticula kann (nach Hanstein) an jungen Theilen selbst zu wiederholten Malen regenerirt werden.

Diese Erscheinungen sind am übersichtlichsten bei den Drüsenhaaren. Dieselben gehören ihrer Gliederung nach meistens zu den kopfigen und der Sitz der Drüsenstructur und Secretion ist der Kopf. Wo dieser das erweiterte Ende eines einzelligen Haares ist, wie z. B. am Blatt von Aspidium molle[1] oder die Endzelle eines mehrgliedrigen, z. B. Blätter von Primula sinensis (Fig. 31 bis 34), Pelargonium zonale, Pogostemon Patschouli u. a. m., ist seine Membran in der Jugend ringsum gleich dick, zart, von der ebenfalls zarten Cuticula rings umzogen. Auf dem Scheitel beginnt dann eine Verdickung der Wand, welche stetig an Mächtigkeit und vom Scheitel abwärts an Umfang zunimmt, diesen über die Scheitelhälfte des Kopfes (Primula sinensis) oder noch weiter nach abwärts ausdehnend, bei genannten Farnen die Stärke einer derben Zellwand, bei der Primel und dem Pelargonium die Mächtigkeit einer dicken, selbst die Kopfzelle an Grösse übertreffenden Kappe erreichend. Die Wandverdickung besteht von Anfang an aus dem harzartigen Körper, welcher, wie Zersprengung und Anwendung von Lösungsmitteln, z. B. Alkohol oder Aether lehren zwischen Zellmembran und Cuticula eingeschoben ist.

---

1) Auch die Zähne der Paleae von Aspidium filix mas und, als ganz exquisites Beispiel die bei dieser und verwandten Arten in den Intercellularräumen des Rhizoms vorkommenden Drüsenhaare. Vgl. § 53.

Wesentlich die gleiche Erscheinung findet statt bei mehrzelligen Köpfen der blasigen Drüsen-Haare, -Zotten und -Schuppen. Die Verdickung durch das Secret beginnt hier an einem mehr oder weniger scheitelständigen Punkte des Ganzen (nicht etwa auf jeder oder auf mehreren einzelnen Zellen) und

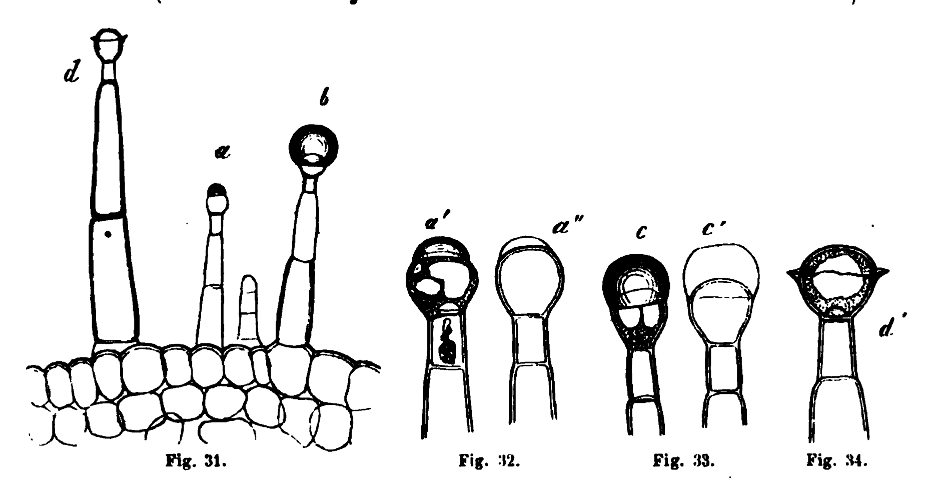


Fig. 31. Fig. 32. Fig. 33. Fig. 34.

schreitet von diesem Punkte aus centrifugal fort, in mannichfach verschiedener Ausdehnung und Mächtigkeit, je nach den Einzelfällen. Die Aussenwände der einzelnen Zellen bilden dabei mit einander entweder eine glatte, ebene oder gewölbte Fläche oder wölben sich papillenartig in die sie überlagernde, von der Cuticula umzogene Secretmasse vor. Die abgehobene Cuticula selbst ist in den meisten Fällen homogen, structurlos, in anderen (schildförmige Schuppen von Humulus, Ribes nigrum) den Seitengrenzen der Zellen entsprechend gefeldert. Wie schon angedeutet, ist die drüsige Structur bei Haaren nicht immer auf den Kopf beschränkt; sie kann sich auch auf die Seitenwand des Stieltheiles kopfiger erstrecken und an Haaren mit nicht kopfigem Ende, wie bei Cistus, vorkommen. (Fig. 36).

Von der Insertionsstelle drüsiger Haargebilde setzt sich in den Knospen von Rumex, Rheum, Cunonia, Coffea, Alnus, Carpinus, Corylus u. a. m. die drüsige Wandstructur fort über die glatte Epidermis (Hanstein, Bot. Ztg. 1868). Diese erhält hierdurch die Eigenschaften der Drüsenfläche. Das Gleiche findet sich in exquisiter Form an den klebrigen jungen Trieben der Betula alba (Fig. 35), wo die drüsige Beschaffenheit der Wand von den schildförmigen Drüsenschuppen aus über die ganze Epidermis geht, bis zu den Eingangsleisten der Spaltöffnungen, an denen sie aufhört. Die klebrigen Zonen unter den Knoten der Lychnis viscaria und anderer Sileneen scheinen sich ähnlich zu verhalten, bedürfen jedoch noch genauerer Untersuchung.

Eng umschriebene blasig-drüsige Flächenstücke, also Drüsenflecke in

Fig. 31—34. Drüsenhaare vom Blattstiel der Primula sinensis. Fig. 31 (142). Bei *a* Secretion beginnend, *b* mit grosser Secretblase, *d* altes Haar, Secretblase geplatzt und ihr oberes Stück verschwunden. Fig. 32—34 (375): Fig. 32 *a* von Fig 31, *a'* mit intacter Secretblase in Wasser liegend, *a"* nach Lösung des Secrets durch Alkohol. Fig. 33, *c* Haarende, intact, *c'* dasselbe nach Lösung des Secrets durch Alkohol. Fig. 34 stärkere Vergrösserung von *d*, Fig. 31.

oben bezeichnetem Sinne finden sich (abgesehen von den hier nicht zu betrachtenden Nectarien der Blüthen) in einzelnen Fällen auf glatten Flächen, wie auf der Blattunterseite von Prunus Laurocerasus, Clerodendron fragrans, oder an den Enden gefässbündelfreier Emergenzen, wie den kopfigen Enden der kleinen zottenähnlichen Stachelchen von Rosa [1]), den drüsigen Warzen der Zweige von Robinia viscosa [2]); der hauptsächliche Ort ihres Vorkommens aber sind jene an Blättern und blattartigen Theilen über peripherischen Gefässbündelendigungen, theils in der Fläche, theils auf Emergenzen, Zähnen mannichfacher Gestalt und Stellung liegenden Epidermisstücke. Beispiele die drüsigen Zähne des Randes der Blattlaminae, z. B. Prunus-, Salix-Arten u. a. m. [3]), die mannichfachen »Drüsen« der Blattorgane der Malpighien [4]) und Acacia-Arten [5]), und viele andere. [6])

An den nur während des Jugendzustandes mit drüsiger Oberfläche versehenen Theilen, wie Rumex, Betula etc., sind die Epidermiszellen der drüsigen Fläche nicht durch Gestalteigenthümlichkeiten ausgezeichnet. Bei den klebrigen Zonen der Sileneen stehen zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen andere, durch besondere Gestalt und dunkeler körnigen Inhalt ausgezeichnete, welchen Unger die Absonderung des Klebstoffes allein zuschreibt. Bei Silene nemoralis [7]) sind es einfach breitere, etwas papillös nach aussen gewölbte Zellen; bei Lychnis viscaria [8]) sehr kurze Härchen aus einer kleinen Fusszelle und einer oberen, nur wenig über die Epidermisfläche ragenden rundlichen Zelle bestehend.

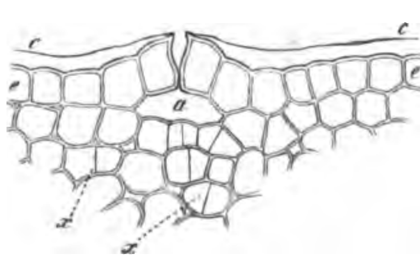


Fig. 35.

Den genannten circumscripten Drüsenflecken kommt die gemeinsame Eigenthümlichkeit zu, dass ihre Epidermiszellen reicher an körnigem Protoplasma, kleiner und zarter als auf der übrigen Hautfläche und von der Gestalt gestreckt prismatischer oder schmal pyramidaler, mit der Längsachse zur Oberfläche senkrecht stehender Körper sind. Bei Passiflora spec. sind die prismatischen Zellen durch eine Querwand in 2 ziemlich gleiche Hälften getheilt, die Drüsenepidermis also zweischichtig; bei Clerodendron fragrans sind ebenfalls zwei Schichten vorhanden, eine innere aus eckig tafelförmigen Zellen mit sehr dicken Seitenwänden und eine äussere, aus wenigstens 16mal zahlreicheren.

Fig. 35. Querschnitt durch ein junges Zweiginternodium von Betula alba (375) *e—e* Epidermis; *a* Athemhöhle unter einer Spaltöffnung. *c* die von *e* durch eine (mittelst Alkohol entfernte) Secretschicht bis zum Spalteneingang abgehobene Cuticula.

---

1) Rauter, l. c. p. 30.
2) Meyen, Secretionsorg. Taf. VI, 7—12.
3) Vgl. Treviranus, Physiologie II, p. 6.
4) A. de Jussieu, Monographie des Malpighiacées p. 92.
5) Unger, Flora 1844, p. 703. Anat. u. Physiolog. p. 362.
6) Zahlreiche hierher gehörige Beispiele beschreibt neuestens Reinke, in Pringsh. Jahrb Bd. 10, p. 119. (Nachtr. Anm.)
7) Unger, Grundlinien p. 82.
8) Ders., Anatomie u. Physiol. p. 214.

schmal prismatischen Zellchen bestehende. Es ist auf den ersten Blick einleuchtend, dass in allen Fällen die schmal prismatischen Zellen aus wiederholten Theilungen der primären Epidermiselemente hervorgehen, dass sich die in Rede stehenden Bildungen also morphologisch den schuppenförmigen Haarbildungen anschliessen. In der That besteht zwischen dem Drüsenfleck von Clerodendron fragrans und einer Gruppe seitlich vereinigter kreiselförmiger Schuppen von Hippuris oder Catalpa nur der eine wesentliche Unterschied, dass letztere über, ersterer in der Epidermis sitzt; der Drüsenfleck auf dem Blattzahn von Mercurialis annua kann seiner Form und Gliederung nach auch eine kreiselförmige Schuppe genannt werden u. s. w.

b. Die Zwischenwanddrüsen, bei welchen das Secretionsproduct in den Scheidewänden zwischen den Zellen auftritt, sind selbstverständlich immer mehrzellig. Sie erheben sich als Schuppen, Kopfhaare oder Zotten über die Aussenfläche, oder überragen diese nicht, springen vielmehr, als eingesenkte, in das subepidermale Gewebe ein. Der Anschluss an die blasigen Formen wird vermittelt durch die von Hanstein bei manchen Pflanzen gefundenen Knospenzotten, bei welchen die harzige Secretschicht sowohl unter der blasig abgehobenen Cuticula der Aussenfläche, als auch an den Grenzflächen der seitlichen und inneren Cellulosewände auftritt (Azalea indica, l. c. Fig. 93—95). Bei den typischen hierher gehörenden Formen tritt zwischen Aussenwand und Cuticula kein Secret auf, sondern nur an den Grenzflächen der Scheidewände. Letztere werden schliesslich durch eine voluminöse Secretschicht getrennt; die in den bekannten Fällen schmalen gestreckten Zellen stehen in der Secretmasse wie die Stäbe eines Gitters oder die Pfeiler eines Gewölbes.

Von hierher gehörigen, nach aussen vorspringenden Haarbildungen sind zu nennen die grössern kopfigen Drüsenhaare an den Blättern von Ledum palustre; die flach kreiselförmigen Drüsenschuppen der unteren Blattfläche von Rhododendron ferrugineum, hirsutum (Fig. 41), caucasicum. Weitere Untersuchung wird die Zahl der hierhergehörenden Beispiele voraussichtlich vermehren. Eingesenkte Zwischenwanddrüsen sind die dem blossen Auge als runde helle Punkte erscheinenden Körper an beiden Blattflächen vieler Psoralea-Arten (Fig. 42; z. B. P. bituminosa, hirta, stricta, pinnata, verrucosa u. a. m.[1])), auf deren Bau Hildebrand[2]) in einer nicht ganz correcten Beschreibung aufmerksam gemacht hat.

Wenn man die Anwendung des Wortes Drüse bei den verschiedenen Autoren überblickt und sich fragt, was denn eigentlich Drüse genannt wird, so kommt man zu dem Resultat, dass diesen Namen eigentlich jeder Theil der Pflanze führt, an welchem etwas herauskommt oder herauskommen könnte, oder in welchem etwas enthalten ist, was, nach der Vorstellung des Autors, von denjenigen Körpern sich unterscheidet, welche mit einander die allgemein verbreitete, keinem Gewächse fehlende Pflanzensubstanz bilden, wie z. B. Cellulose, Stärkemehl, Chlorophyll etc. Eine consequente Unterscheidung findet sich nirgends, denn die Ausscheidungsorte der heterogensten Körper — Luft, Wasser, Kalksalze, Harz, Zucker u. a. m. — der heterogensten Structur — Epidermis, Haare, Spaltöffnungen, Gefässbündelenden — und die in Bezug auf Inhalt und Bau ebenso verschiedenartigen Ablagerungs-Orte, Zellen, Zellgruppen, Intercellularräume, werden willkürlich

1) Vgl. De Candolle. Prodromus II, 216.
2) Flora 1866, p. 81, Taf. II.

entweder Drüsen genannt oder nicht. Man vergleiche z. B. Meyen, Secretionsorgane. Treviranus, Physiologie II, p. 1 ff.; Unger, Anat. u. Physiol. p. 209—15; Martinet, Ann. sc. nat. 5. Sér. XIV.

Die Thatsachen, welche dieser Drüsenconfusion zum Grunde liegen, sind, unbefangen betrachtet, in den Hauptzügen folgende. An bestimmten Stellen, zumal über Gefässbündelenden, Wasserporen u. s. w., wird aus der Tiefe kommendes Wasser an der Oberfläche ausfiltrirt, in ihm gelöst können Körper wie Zucker, Gummi, Kalksalze vorkommen, das Wasser gibt der Oberfläche feuchte Beschaffenheit oder verdunstet und lässt die gelösten Körper als feste Ausscheidung zurück.

Zweitens kann die Oberfläche feucht oder klebrig oder incrustirt sein durch Körper welche direct aus der Epidermis selbst hervortreten, wie z. B. das Harz der Drüsenhaare.

Drittens können sich beiderlei genannte Processe an einer und derselben Fläche combiniren, wie z. B. an den Drüsenflocken der Acacien.

Dieselben Körper, welche die Oberfläche feucht, klebrig machen, kommen viertens auch im Inneren der Gewebe vor, in der verschiedensten Vertheilung, theils in kleinen Quantitäten im Protoplasma und Inhalt, theils ganze Zellen, Zellgruppen, Intercellularräume erfüllend. So z. B. Gummi, Harz.

Diese viererlei Erscheinungen, resp. ihre morphologischen Substrate sind nicht die einzigen, aber die hauptsächlichsten, welche der Anwendung des Wortes Drüse zum Grunde liegen. Höchstens dass die in der 4. Kategorie genannten, als innere, von den anderen äusseren unterschieden werden. Ueber die physiologische oder teleologische Bedeutung dieser inneren Drüsen weiss man so gut wie nichts, über die der äusseren wenig: was man von letzteren kennt, genügt, um eine wesentliche Verschiedenheit zwischen bestimmten Kategorien zu statuiren. Eine Anwendung der Collectivbezeichnung Drüse in dem bisherigen Sinne ist daher aus physiologischen und teleologischen Gesichtspunkten nicht zu begründen. Aus anatomischen oder sonst morphologischen noch weniger, wie das in diesem und späteren Paragraphen Gesagte zeigt. Will man daher das Wort Drüse nicht in dem Sinne eines überall bereiten Nothhelfers beibehalten, oder ganz aus der Pflanzenanatomie ausmerzen, so bleibt nur übrig, seine Anwendung auf bestimmt charakterisirte anatomische Erscheinungen zu beschränken und diese im Einzelnen durch besondere Bezeichnungen weiter zu unterscheiden. Da zu dem in erster Linie Vorgeschlagenen Niemand rathen, die Ausmerzung des Wortes aber aus begreiflichen Gründen nicht ausführbar sein wird — was sollte sonst aus allen pili glandulosi werden? — so ist der dritte Weg einzuschlagen. Und da die Theile der Epidermis, von welchen in diesem Abschnitt die Rede ist, einerseits ohne Frage die überwiegende Mehrzahl der als Drüsen oder drüsig bezeichneten Körper bilden, andrerseits in sehr bestimmten anatomischen Eigenschaften unter einander übereinstimmen und von anderen verschieden sind, so ist der Ausdruck Drüse, drüsig für sie anzuwenden und zwar für die Theile der Epidermis allein, gleichgiltig was unter denselben liegt. Was jene anatomischen Eigenschaften nicht hat, wird mit anderen Namen, welche ihres Ortes erwähnt werden, zu bezeichnen sein. Organe des gleichen Baues wie die hier in Rede stehenden, sind an anderen Orten als der Epidermis sehr selten, doch kommen sie vor, wie im Parenchym von Farnen (§ 58); die Unterscheidung der Haut-Drüsen von den letztgenannten ist daher jedenfalls nöthig. Sie ist auch dann beizubehalten, wenn man etwa vorziehen sollte, dem Begriff Drüse eine andere Bedeutung zu geben, als es hier geschieht.

Die anatomische Eigenthümlichkeit der drüsigen Epidermistheile besteht darin, dass in der Zellwand, einen von den Celluloseschichten scharf abgesetzten Theil derselben bildend, der Körper auftritt, welcher Secret der Drüse heisst. Die Wand wächst an der drüsigen Stelle in die Dicke, und zwar durch Einlagerung einer zwischen ihrer Aussen- und Innenseite gelegenen Schicht, die eingelagerte Masse ist von der Cellulose- und Cuticularwand stofflich verschieden und wird das Secret genannt. Dies sind die direct sichtbaren Erscheinungen. Um die Frage nach der Entstehung und der Herkunft des Secrets zu beantworten, bedarf es allerdings noch genauerer Untersuchungen. Es ist aber jedenfalls eine unrichtige Vorstellung, an eine »Ausschwitzung« im Sinne eines Durchtretens grosser, optisch nachweisbarer, im Innern der drüsigen Zelle gebildeter Massen durch die Membran zu denken. Wo es gelingt, Drüsen mit harzigem Secret während der intensivsten Secretbildung im intacten Zustande genau zu beobachten, was ich z. B. für die Drüsenhaare …

Aspidium, Cistus, Pelargonium, Molucella, Pogostemon, Primula sinensis, auch für die eingesenkten Drüsen von Psoralea und für Rhododendron angeben kann, da findet sich im Innern der Cellulosewand wasserklarer Zellsaft und auffallend homogenes oder sehr gleichförmig feinkörniges Protoplasma und keine Spur von optisch nachweisbaren Harztröpfchen, deren Vorhandensein doch bei der gewöhnlichen Ausschwitzungsvorstellung vorausgesetzt wird. Hanstein's Angabe von dem direct zu sehenden Durchtritt vorgebildeter Harztropfen durch die Cellulosewand (z. B. bei Viola l. c.) scheint mir hiernach, in soweit sie für das noch nicht im Absterben begriffene Drüsenhaar gelten soll, noch sehr der Bestätigung zu bedürfen. Die angegebenen Beobachtungen legen vielmehr die Anschauung nahe, dass das Secret — zunächst das harzige — gleich dem Wachs erst in der Wand selbst abgeschieden wird, vielleicht erst in der Wand selbst entsteht, wenn auch zuzugeben ist, dass das Material für seine Entstehung in letzter Linie aus dem Protoplasma der drüsigen oder einer anderen Zelle stammen wird und muss. Im Innern alter drüsiger Zellen, wo die secretbildende Thätigkeit im Erlöschen oder erloschen ist, kommen allerdings grössere Ansammlungen des (harzigen) Secrets vor. Worin diese von dem ursprünglichen und unzweifelhaft normalen Verhalten verschiedene Erscheinung ihren Grund hat, bleibt zu untersuchen. Geht man von der aus dem normal genannten Verhalten gewonnenen Anschauung aus, so könnte das in der alten Drüsenzelle befindliche Secret in der Wand entstanden und aus dieser ins Innere der Zelle getreten sein.

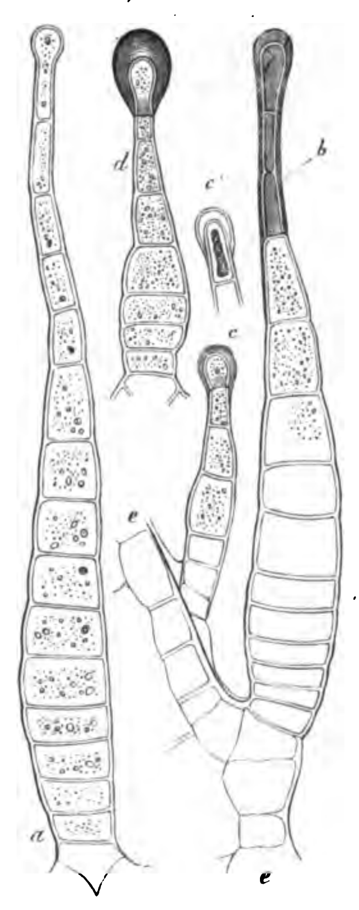


Fig. 36.

Von den beiden oben nach dem Orte der Secretbildung an den Zellen unterschiedenen Hauptformen der Drüsen sind die **blasigen** weitaus die verbreitetsten. Unter ihnen wiederum die mannichfaltige Reihe der drüsigen **Haare, Schuppen** und **Zotten**. Das Charakteristische der Structur dieser wurde wohl zuerst von Meyen, Secretionsorgane Taf. I, Fig. 30, *d*, für die kleinen Drüsenschuppen von Melissa officinalis klar abgebildet, jedoch nicht erkannt. 1854 gab J. Personne eine sehr gute Beschreibung und Abbildung für die Drüsenschuppen des Hopfens (Ann. sc. nat. 4. Sér. I. p. 299), welche lange Zeit unverstanden blieb; 1856 bildete Unger die Structur der Drüsenschuppen von Plectranthus fruticosus ab (Anat. u. Physiol. p. 212), später (Grundlinien, p. 82) die Drüsenzotten von Cannabis; A. Weiss gab (Pflanzenhaare l. c., Fig. 258, 279 u. 280, 310, 343, 364) eine Anzahl anschaulicher Abbildungen von Drüsenhaaren, ohne jedoch den Sachverhalt richtig zu erkennen. Erst Hanstein (Bot. Ztg. 1868, p. 697 ff.) wies die charakteristische Structur für eine grössere Reihe von Fällen klar nach; neuerdings folgten ihm Rauter und Martinet (l. c. vgl. p. 61). Aus den bis jetzt bekannten Thatsachen lässt sich zunächst der hier zu wiederholende allgemeine Satz ableiten, dass die drüsige oder nicht drüsige Structur an keine bestimmte Form und Gliederung der Haargebilde gebunden ist. Speciell für Haare und Zotten ist hervorzuheben, dass kopfige nicht mit drüsigen identificirt oder verwechselt werden dürfen. Es gibt drüsige Haare, welche nicht kopfig sind (Cistus); die Haare des

Fig. 36. Spindelförmige Drüsenhaare von Cistus creticus (375). *a* vor Beginn der Secretion. *d*, *c* mit Secretblase auf dem Scheitel, in *b* erstreckt sich die Secretion von letzteren seit abwärts. *c'* der Scheitel von *c* nach Entfernung des Secrets durch Alkohol und Aether.

»mehligen« Chenopodiaceen-Laubes sind exquisit kopfig, aber nicht drüsig u. s. w. Allerdings sind jedenfalls die meisten drüsigen Haare auch kopfig und der Kopf der Sitz der Drüsenstructur, und umgekehrt wird von den kopfigen die Minderzahl nicht drüsig sein. Eine einigermassen ins Einzelne gehende Uebersicht der hierher gehörigen Verschiedenheiten lässt sich zur Zeit nicht geben, weil die bisherigen Beobachter, welche mehr als Einzelfälle bearbeiteten, mit Ausnahme Hanstein's, die in Frage kommenden Structurverhältnisse nicht hinreichend beachtet haben. Als Beispiel für drüsige Haargebilde, welche hier etwas ausführlicher, als oben geschehen ist, beschrieben sein mögen, sei, mit den blasigen beginnend, zunächst noch einmal Cistus creticus erwähnt. Das eben erwachsene Blatt dieses Strauches ist grau durch zahlreiche Büschelhaare und, besonders am Grunde lange spitze einzellige aufrecht anliegende. Es trägt ausserdem kurze, mehrzellige, oben kopfige und drüsige Härchen und endlich zahlreiche spindelförmige, grosse Drüsenhaare welche bestehen aus einem unteren, breiteren, aus vielen scheibenförmigen Zellen aufgebauten Theile und einem dünnen cylindrischen, 1—4zelligen Endstück (Fig. 36). Die drüsige Structur kommt der unbedeutend erweiterten Spitze und öfters auch streckenweise der Seitenwand des Endstücks zu.

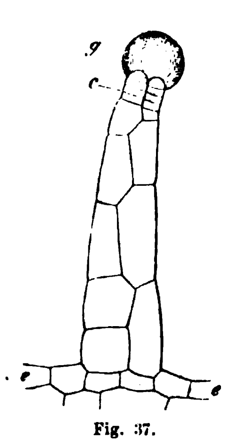
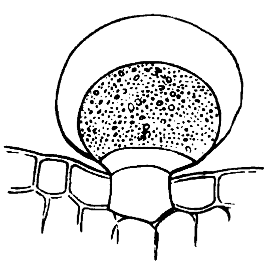


Fig. 37.

Von kopfigen Drüsenhaaren und Zotten und den an dieselben sich anschliessenden Schuppen seien ausser den schon oben erwähnten Beispielen genannt die bei Weiss vom Kelche von Maurandia semperflorens (l. c. Fig. 279), von Antirrhinum majus l. c. Fig. 310), die von Hanstein von den Laubknospen von Ribes l. c. Fig. 30—33), Syringa (Fig. 68, 69), Helianthus annuus (Fig. 91, 92 abgebildeten. Nebenstehende Figur 37 stellt eine Drüsenzotte vom Blattstiel des Conoclinium atropurpureum dar mit nicht kopfigem, aus 2 Reihen scheibenförmiger Zellchen bestehendem Endstück, welchem die ebenso hohe, halbkugelige, von der Cuticula umschlossene Secretmasse aufsitzt. Wohl alle Labiaten (vgl. Meyen, Unger, Hanstein, Rauter, Martinet l. c.) haben neben mancherlei anderen Haarformen kurze drüsige, bestehend aus einer in der Epidermis liegenden Fusszelle, einer von dieser getragenen kurzen Stielzelle und einem dieser aufsitzenden, von grosser Secretblase überragten drüsigen Kopfe. Letzterer ist im einfachsten Falle ein runde Zelle: Pogostemon Patschouli, Fig. 38; in den meisten Fällen eine kugelquadrantisch-vierzelliger Körper (Lamium album, Rauter l. c. Plectranthus fruticosus, Fig. 21 *A*, S. 63), nicht selten auch, unter weiterer Theilung zu einer vielzelligen schildförmigen Schuppe herangewachsen, wie die grossen etwa 12zelligen, in Grübchen eingesetzten Drüsen vieler Thymus-Arten (Fig. 39, Lophanthus-, Satureja-Species, auch die länger gestielten Schuppen von Lavandula multifida u. a. m. Vgl. Martinet, l. c. Taf. 11. Die vielberühmten Hopfendrüsen (Fig. 40; Rauter, Martinet, l. c. sind vielzellige schildförmige Schuppen, becherförmig oder conisch-vertieft, im fertigen Zustande von der meist convex emporgetriebenen Drüsenblase überragt, daher aussehend wie aus zwei mit den Grundflächen aufeinander gesetzten Kegeln bestehend. Wie schon Meyen fand, sind ihnen im Bau sehr ähnlich, nur immer flach scheibenförmig, die gelben Drüsen des Laubes von Ribes nigrum.


Fig. 38.

Ueber die ausgedehnten drüsigen Flächen, wie die der Zweigepidermis von Betula habe ich hier keine weiteren Details anzuführen. Von den klebrigen Zonen der Sileneen mag noch bestimmter hervorgehoben werden, dass die nicht ganz leichte Entscheidung

Fig. 37. Conoclinium atropurpureum (142). Vom Längsschnitt durch die Epidermis eines jungen Blattstiels. *e*—*e* Epidermis, mit einer Drüsenzotte. *c* Endzellen der Zotte; *g* harzerfüllte terminale Cuticularblase.

Fig. 38. Pogostemon Patschouli, junges Blatt, senkrechter Durchschnitt. Epidermisstück mit einem kurzen Drüsenhaar. Secret durch Alkohol gelöst (375).

darüber, ob das Secret von den eigenthümlichen vorragenden Epidermiszellen allein (Unger) oder von der Epidermis der ganzen klebrigen Zone gebildet wird, fernerer Untersuchung bedarf.

Unter den gewöhnlich schlechthin als »Drüsen«, oder zusammengesetzte (äussere) Drüsen bezeichneten circumscripten Flecken sind zunächst zweierlei Dinge von einander zu sondern. Einmal nämlich eng umschriebene Gruppen, dicht neben einander stehender drüsiger resp. kopfiger Haarbildungen. Solche sind der runde, bleiche oder dunkel

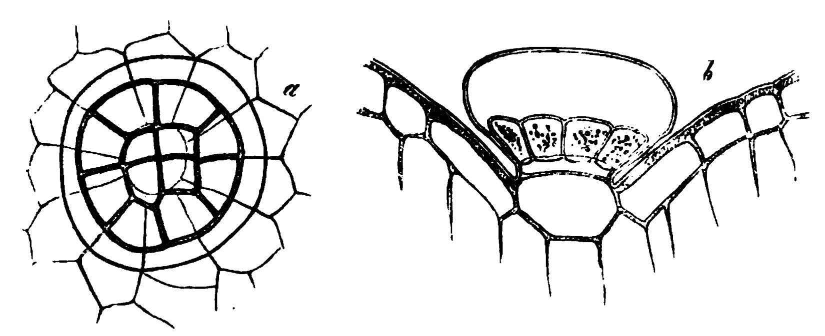


Fig. 39.

violettrothe Fleck auf der Unterfläche jeder Stipula einiger Wicken (Vicia Faba, sativa, sepium[1]); derselbe besteht bei Vicia Faba aus dicht bei einander stehenden, gleich hohen keuligen Kopfhaaren, mit kurzer Fuss- und Stielzelle und aus zwei über einander stehenden Zellpaaren gebildetem Kopfe; drüsige Eigenschaften sind an ihm bei dieser Species nicht beobachtet, die Kopfzellen enthalten stark lichtbrechende, dichte kugelige Anhäufungen und Körner bildende Körper nebst farblosem oder violettem Zellsaft; bei Vicia sativa wird, in nicht genau untersuchter Weise, zuckerhaltige Flüssigkeit ausgeschieden[2]. Ferner die »Drüsen« an der Blattunterseite von Urena sinuata: keulige dicht gedrängte Kopfhaare, eine tief grubige Einsenkung auskleidend. Ferner die sogenannten Drüsen auf der Blattunterfläche von Catalpa syringaefolia, C. Bungei[3], welche aus Gruppen kreisel- oder fächerförmiger Schuppen mit einzelligem Stielchen, ähnlich den Schuppen von Hippuris, bestehen. Diese Bildungen gehören selbstverständlich ihrem Bau nach nicht hierher, sondern in andere, oben behandelte Kategorien. — Hiervon sind zu unterscheiden die nicht als Haarbildungen vorragenden drüsigen Epidermisflecke. Von diesen hat jedenfalls eine Anzahl die characteristische blasig-drüsige Wandstructur. So die runden Drüsenflecke auf der Blattunterseite, zumal in den Winkeln zwischen den drei Hauptrippen, von Clerodendron fragrans Vent. und anderen, aber nicht allen Arten der Gattung[4]; die 2—3 jederseits der Mittelrippe am Grunde der Blattunterfläche befindlichen runden Flecke bei Prunus Laurocerasus[5]; die das Ende zapfenartiger Stiele, resp. Zähne bildenden, mehr oder minder vertieft-becherförmigen Drüsen an der Blattstielbasis der Passifloren[6] (untersucht an P. atrocaerulea Hort.) die paarig am oberen Ende des Blattstiels vor-

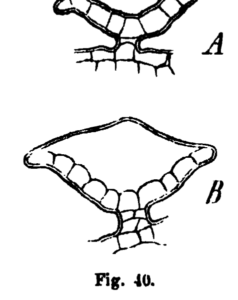


Fig. 40.

Fig. 39. Epidermis mit Drüsenschuppe von der Blattoberseite des Thymus vulgaris (375). a Flächenansicht, b senkrechter Durchschnitt. Secret durch Alkohol entfernt.

Fig. 40. Humulus Lupulus, Drüsenschuppen, senkrechter Durchschnitt (142). A vor

1) C. C. Sprengel, Entd. Geheimniss p. 356.
2) Vgl. Fuckel, Flora 1846, p. 417.
3) Caspary, de Nectariis p. 40.
4) F. Fischer, Mém. Soc. d. Naturalistes de Moscou I; 246, nach Treviranus Physiol. II, 35. Caspary, l. c.; v. Schlechtendal, Bot. Ztg. 1844, p. 6.
5) Caspary, l. c.
6) Vgl. Martinet, l. c. p. 191, Fig. 238, 239.

springenden runden Drüsenflecke bei Arten der Malpighiaceen-Gattung Stigmatophyllum (S. cristatum, ciliatum) und die je nach der Species verschieden gestaltete Drüse, welche bei den Acacia-Arten am oberen Rande des Basaltheils des Blattstiels, resp. Blattstielblattes liegt. Der Bau und die Gestalt dieser Drüsenflecke sind für Clerodendron und Prunus oben schon angegeben. Bei Acacia marginata R. Br., calamifolia Lindl., lophantha stellen sie convexe, oben mit einer Depression oder Furche versehene, schwielenähnliche Prominenzen dar, deren Epidermis in der Depression oder Furche von drüsigem Bau, an der übrigen Oberfläche fest und derbwandig ist. Bei vielen anderen Arten (A. longifolia, latifolia, melanoxylon, subulata, longissima, obtusata, myrtifolia, striata [1]) liegt der drüsige Fleck im Grunde einer wulstig berandeten engen und tiefen taschenförmigen Einsenkung. Bei Acacia pulchella [2]) liegt der Drüsenfleck auf dem Ende eines cylindrischen, mitten zwischen den Insertionen der beiden Haupt-Blattfiedern stehenden Stielchens. Wie schon angedeutet, wird bei allen diesen Drüsen die Cuticula durch das Secret von der Membran abgehoben; bei den flacheren Acaciadrüsenflecken, Clerodendron, Laurocerasus als weite Blase, welche im späteren Entwicklungsalter oft reisst und dann an Durchschnittspräparaten

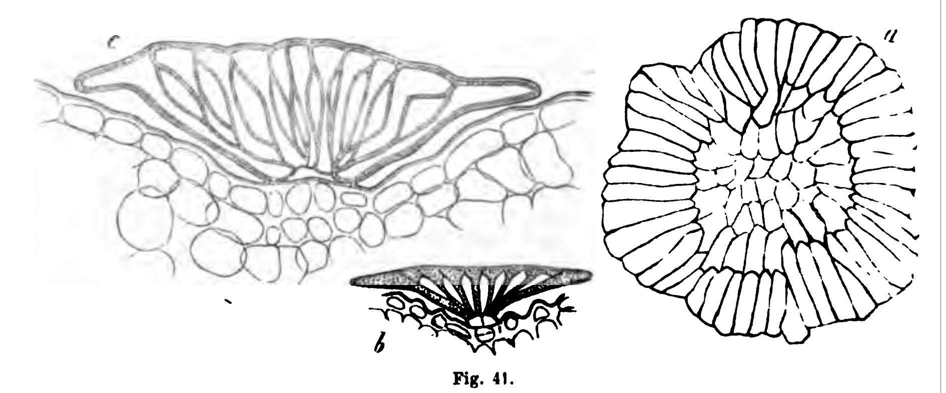


Fig. 41.

oft gar nicht mehr gefunden wird. Die sehr derbe Cuticula der stärkeren Drüsenflecke von Clerodendron pflegt quer über die ganze Fläche zu bersten in einem klaffenden Riss, welcher fast mit blossem Auge sichtbar ist. Von den Blattzähnen haben z. B. Mercurialis annua, Prunus, Salix und viele andere die blasige drüsige Structur. [3])

Von den übrigen zahlreichen »Drüsen«, welche an Blättern und blattartigen Theilen vorkommen und zum Theil oben genannt wurden, also den vielen drüsigen Zähnen der Blattlamina, den eigenartig gestalteten Drüsenzähnen der Blattstiele und Blätter von Viburnum Opulus, V. Tinus [4]), von Ricinus, Cassia-Arten, von den mannichfachen Drüsen der meisten Malpighiaceen-Blätter u. a. m. ist die Structur der Oberfläche und die Secretion noch nicht hinreichend untersucht; alles von ihnen Bekannte stimmt aber mit den bestimm-

Beginn der Secretbildung, die starke Cuticula der Oberfläche der Zellen fest anliegend. *b* Cuticula durch die beginnende Secretion weit abgehoben, Secret durch Alkohol entfernt.

Fig. 41. *a*, *b* Rhododendron ferrugineum, Drüsenschuppen von der Blattunterfläche. *a* Flächenansicht einer grösseren, *b* senkrechter Durchschnitt einer kleineren (142). In letzterem die Zellen schattirt, die secreterfüllten Zwischenräume unschattirt. *c* Rhododendron hirsutum, Drüsenschuppe von der Blattunterfläche, senkrechter Durchschnitt (225). Die Cellulosemembranen der Schuppe punktirt, Zellinhalt und Secreträume weiss gelassen. Ueber die Cellulosemembranen verläuft, von der umgebenden Epidermis her, die Cuticula. Secret überall durch Alkohol entfernt.

1) Unger, Flora 1844, p. 703. Anat. u. Physiol. 362.
2) De Candolle, Prodromus, II, 455.
3) Vgl. Reinke, l. c.
4) Unger, Caspary, l. c.

hierher gehörenden Beispielen so sehr überein, dass es jedenfalls zur Zeit geboten ist, sie hier anzuschliessen.

Zwischenwanddrüsen sind, mit Ausnahme der oben erwähnten Angaben von Hanstein, bis jetzt nicht mit Rücksicht auf ihre charakteristische Structureigenthümlichkeit beschrieben. Die hierher gehörigen flach kreiselförmigen Schuppen der Alpenrosen (Fig. 41) sind mit kurzem 4—5reihigem Stielchen einer Grube der Hautfläche eingefügt. Ihre freie Aussenfläche ist rundlich und flach. Sie bestehen, je nach den Individuen, aus 60—80 eine Schicht bildenden, von dem Stielchen aus radial divergirenden und -gestreckten Zellen. Alle Enden dieser liegen am Stielchen und in der ebenen Aussenfläche mit einander und mit der Cuticula in lückenloser Verbindung. 40—50 der Zellen begrenzen in ringförmiger Reihe, mit einander ebenfalls in lückenloser Verbindung und von der eng anliegenden Cuticula bedeckt, den seitlichen Umfang der Schuppe. Ihre äusseren Enden sind derart vorgezogen, dass sie einen strahligen Ring um den Rand der ebenen Fläche bilden. Die Zellen, welche das Mittelfeld der Schuppe darstellen, an Zahl etwa 25, sind zwischen ihren beiden Enden stark verschmälert und die hierdurch gegebenen weiten Interstitien zwischen ihren seitlichen (durch Chlorzinkjod dunkel blau werdenden) Cellulosewänden von dem Secret-Gemenge — Harz und ätherischem Oel — ausgefüllt.

Der fast kugelige Kopf der obengenannten grösseren Drüsenhaare des Blattes von Ledum besteht aus 9—10 vom Stielende aus radial divergirenden Zellen. Die polygonalen Aussenenden dieser theilen sich, in lückenloser seitlicher Verbindung mit einander und fester Verwachsung mit der Cuticula, in die Kugelperipherie. Nach innen zu verengern sich die Cellulosewände rasch zu schmalen, am Stiel zusammenstossenden Röhrchen, welche zwischen ihren Seiten einen weiten, gleichfalls von harzigem Secret ganz erfüllten Raum lassen.

Wie diese harzerfüllten Räume zu Stande kommen, ist am klarsten zu beobachten bei den eingesenkten Zwischenwanddrüsen von Psoralea (Fig. 42). An den hellen Punkten beider Blattflächen oben genannter Arten liegt, in das Blattgewebe einspringend, ein etwa kugeliger Körper; sein äusserer abgeplatteter Pol manchmal in einer leichten Depression oder Vorragung der Epidermis-Aussenfläche. Er zeigt in der Flächenansicht der Epidermis die polygonalen Aussenwände einer Gruppe von (je nach dem Individuum) durchschnittlich 20—30 Zellen, welche Aussenwände weit kleiner sind als die der umgebenden Epidermiszellen, aber mindestens doppelt so dick wie bei diesen. Die kleinen polygonalen Aussenwände gehören schmal-schlauchförmigen Zellen an, von denen die peripherischen (an Zahl 14—24) meridianartig gekrümmt zum innern Pol verlaufen, seitlich lückenlos verbunden,

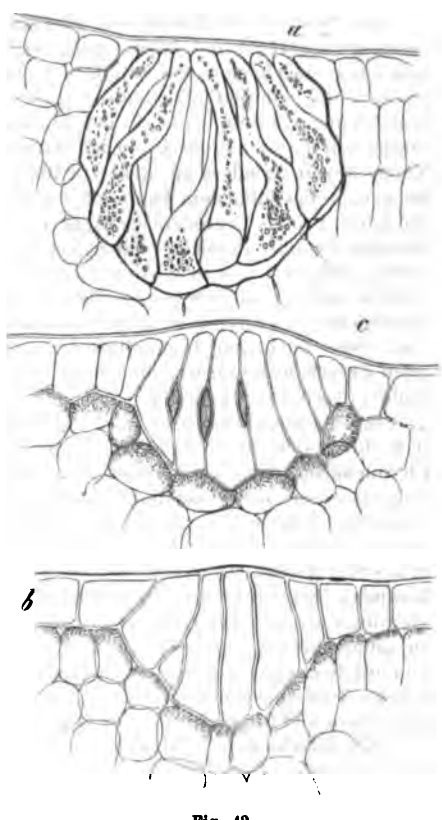


Fig. 42.

Fig. 42. Senkrechte Durchschnitte der Blattlamina von Psoralea hirta. Einschichtige Epidermis und darunter liegendes Gewebe; letzteres in *b* und *c* durch die Schattirung von der Epidermis abgegrenzt. *a* (375) eine fast erwachsene Drüse, nach Entfernung des Secrets durch Alkohol. *b* (600) sehr junger Zustand einer Drüse; Secret noch nicht vorhanden; *c* (600) etwas älter, Secretbildung beginnend.

miteinander die Wand einer Hohlkugel bildend, die 5—8 mittleren aber bogig oder wellig gekrümmt durch das Lumen der Hohlkugel laufen, um sich am innern Pol mit verbreiterten Enden aneinander und an die peripherischen anzulegen und so die Hohlkugel abzuschliessen (Fig. 42 *a*). Zwischen den Seiten der mittleren und der Innenfläche der peripherischen Cellulosewände liegen weite Interstitien, erfüllt von grossen Harzmassen oder von unzähligen in wasserheller Flüssigkeit suspendirten Harztröpfchen (»Milchsaft« Hildebrand, l. c.). Der Inhalt der schlauchförmigen Zellen ist im Alter von ähnlicher Beschaffenheit, anfangs enthalten sie helles, kaum körniges Protoplasma und wasserhellen Zellsaft.

Wie der fertige Zustand schon bestimmt andeutet, — entstehen diese Drüsen aus einer nach innen ragenden primären Epidermiszelle, welche durch zur Oberfläche senkrechte Wände wiederholt getheilt wird. Die Theilzellen strecken sich in der nämlichen Richtung. Ihre seitlichen Cellulosewände sind anfangs lückenlos verbunden (*b*, Fig. 42). Während der Streckung tritt dann in den Grenzflächen Harz auf, zunächst als homogene, schmale und kurze Zwischenwandschicht an der Mitte der Zellen, um die mittelständigen quere Ringe bildend (*c*, Fig. 42); allmählich an Höhe und Dicke zunehmend bis zur Grösse der beschriebenen grossen Interstitien. Zu Anfang und während des lebhaftesten Wachsthums der Harzschichten enthalten die Zellen einen sehr dünnen wasserhellen Protoplasmabeleg und vollkommen klaren farblosen Zellsaft.

Das Secret der Hautdrüsen aller Kategorien ist in den meisten Fällen Harz oder ein Gemenge von Harz und ätherischem Oel, z. B. Betula, Humulus, Labiaten, Primula etc. Von einer eingehenden Aufzählung der chemischen Verhältnisse dieser Körper ist hier abzusehen. In anderen Fällen sind es in Wasser hoch quellbare oder lösliche Körper, Pflanzenschleime, Gummi, wie z. B. bei den Knospen der Polygoneen (Hanstein, l. c.) oder Gemenge von diesen und Harz — nach Hanstein in den meisten Laubknospen, z. B. Cunonia Viola. Seltener sind es an nicht zur Blüthe gehörigen Theilen Gemenge von Gummi und Zucker; so bei Viburnum Tinus, Clerodendron fragrans, wo der Zucker selbst auskrystalliren kann, Prunus Laurocerasus, Acacia u. a. (v. Schlechtendal, Caspary, Unger, l. c.). Die harzigen Secrete können ziemlich fest sein, z. B. Aspidium; meistens allerdings sind sie weich, schmierig; die in Wasser quellbaren und löslichen sind normaler Weise immer sehr wasserreich, die meisten Secrete daher für sich feucht und klebrig. Die Beschaffenheit der Oberfläche wird hierdurch nicht beeinflusst wo das feuchte Secret in der Drüse bleibt, und nur seine flüchtigen Bestandtheile durch die Membran hindurch verdunsten. So bei allen Zwischenwanddrüsen und den blasigen, mit derber, resistenter Cuticula wie bei Humulus, den meisten Labiaten.

Bei den blasigen Drüsen mit zarter Cuticula wird diese entweder aus inneren Ursachen d. h. durch steigende Anhäufung des Secrets gesprengt, wie z. B. bei den Zuckerdrüsen von Clerodendron, Acacia marginata, den Drüsen vieler Laubknospen; oder es tritt leicht in Folge einer von aussen kommenden Läsion Zerreissung der Cuticula ein, die Oberfläche wird daher durch das frei werdende Secret klebrig. An Haarbildungen erwachsener Theile hört die Secretion nach Durchbrechung der Cuticula bald auf, die Drüsenzellen vertrocknen neues Secret kann dann von anderen, später zur Ausbildung gelangenden Drüsenhaaren kommen. Bei den über Gefässbündelenden liegenden Drüsenflecken scheint die Secretion allerdings oft nach Zerreissung der Cuticula lange anzudauern, doch ist hier noch genauer zu unterscheiden, wie viel von dem Austretenden auf Rechnung der Secretion selbst und auf Rechnung des aus den Gefässbündeln filtrirten Wassers kommt. In den unentfalteten Laubknospen folgt, nach Hanstein, auf die Ruptur der Cuticula oft ihre Regeneration und die Bildung neuer Secretschichten.

Wie Haarbildungen überhaupt, so sind auch drüsige in vielen Fällen transitorisch im Knospenzustande vorhandene, bei der Entfaltung schwindende Organe. Auch die drüsige Epidermis vieler Blattzähne secernirt während des Knospenstadiums und stirbt nachher ab.[1] Hanstein hat diese die Knospen mit klebrigem Secret bedeckenden Organe Beleimer. Colleteren, ihr klebriges Product Knospenleim, Blastocolla, genannt.

Es ist mir nur ein Fall bis jetzt bekannt, wo solcher Knospen bedeckende Schleim anderen als den bezeichneten Ursprung hat. Die jungen Blattbasen von Osmunda[2] sind

1) S. Reinke, l. c.
2) S. Milde, Monogr. Generis Osmundae, Vindob. 1868.

mit reichlichem amorphem Schleim bedeckt. Derselbe kommt aus langen, vielgliedrigen, grosszellig-rosenkranzförmigen Haaren, deren Zellen in dem untersuchten Entwicklungszustande jede von einer Schleimmasse gänzlich erfüllt sind. Die Entstehung dieser ist zu untersuchen. Bei Einwirkung von Wasser quillt der Schleim und tritt als amorphe hyaline Masse aus der platzenden Cellulosemembran heraus.

§ 20. Von den Drüsenhaaren sind derzeit consequenter Weise zu trennen, denselben jedoch zu allernächst zur Seite zu stellen die mehlig bestäubten Kopfhaare — Pili pulverulenti —, welchen die Blattunterfläche der sogenannten Gold- und Silberfarne ihre weisse (Gymnogramme tartarea, calomelanos u. a. Spec., Notholaena nivea, Cheilanthes spec.) oder goldgelbe (Gymnogr. sulfurea, Martensii u. a., Pteris aurata), das Laub der mehligen Primeln seine hellgelbe (Pr. marginata) oder meist weisse (Pr. Auricula, farinosa u. a.) Bestäubung verdanken.

Der mehlige Ueberzug dieser Pflanzen wird nicht wie die Wachsüberzüge von der ganzen Epidermis abgeschieden, sondern ausschliesslich durch die von einem kurzen einzelligen (Gymnnogramme) oder zweizelligen (Primula) Stiele getragene runde Kopfzelle kleiner Haare (Fig. 43.)[1]. Er tritt an der ganzen Oberfläche der Kopfzelle auf in Form von stäbchen- oder nadelförmigen kleinen Krystallen. Diese stehen bei Gymnogramme strahlig von der ganzen Kopfzelle ab, ihre Länge kann den Durchmesser dieser weit übertreffen. Bei den Primeln sind sie unregelmässig gehäuft. An nicht ganz intacten Exemplaren, zumal der Primeln, sind sie oft zertrümmert zu Haufwerken kleiner Fragmente, und über die ganze Epidermis zerstreut. — Der Ueberzug besteht aus in kaltem Alkohol grossentheils leicht löslichen, harzartigen Körpern[2]. Bei Gymnogramme fand ich nach Lösung in Alkohol einen feinkörnigen Rückstand, welcher sich in Aether löste. Klotzsch[3] nennt die betreffenden Körper Pseudo-Stearoptene; diese sind nach seinen jedenfalls revisionsbedürftigen Angaben aus der Alkohollösung leicht auskrystallisirbar (ich erhielt immer nur Aggregate sehr kleiner Krystallchen), ziemlich hart, schwerer als Wasser, bei 50° schmelzbar, bei abgehaltener Luft unverändert sublimirbar, schwach gewürzhaft, in warmem Wasser (?!), Alkohol, Aether, Essigsäure, Alkalien löslich.

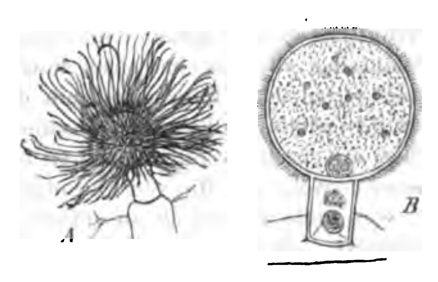


Fig. 43.

Fig. 43. Gymnogramme tartarea. *A.* (142) Bestäubtes Haar von der Blatt-Unterfläche, auf Wasser schwimmend. Die runde Kopfzelle von den strahlig abstehenden Harzstäbchen bedeckt. *B.* (375) Eben solches Haar nach momentaner Einwirkung von kaltem Alkohol. Die Stäbchen zumeist gelöst. An ihrer Stelle eine feinkörnige Schicht zurückgeblieben, welche in Aether rasch gelöst wird. — In Kopf- und Stielzelle Zellkerne. Die grösseren Körner in der Kopfzelle sind Chlorophyllkörner.

1) Link, Icones selectae, Heft IV, Tab. III, Fig. 7—9. Mettenius, Filices horti Lipsiensis p. 12.

2) Göppert, N. Acta Acad. Leopold. Carol. XVIII, Suppl. I. p. 206.

3) Monatsber. d. Berlin. Acad. 1851, Decbr. Bot. Ztg. 1852, p. 200.

Auf dem Laub vieler mit den in Rede stehenden nächst verwandter Pflanzen — Filices, Primula sinensis etc. — kommen an Stelle der bestäubten Haare typische, harzabsondernde, blasige Drüsenhaare vor. Diese Thatsache, sammt der sonstigen Uebereinstimmung, zeigt die nahe Zusammengehörigkeit beider Bildungen. Bei Gymnogramme fand ich den krystallinischen Ueberzug immer nur der glatten Cuticula der Kopfzelle aufsitzend. An jungen noch nicht entfalteten frischen Blättern der Aurikel hat die Kopfzelle der Haare vielfach typische, blasig-drüsige Structur; so jedoch, dass die das Harzsecret umziehende Cuticula äusserst dünn ist, und dass die Kopfzelle selten eine grössere, meist 2 bis mehrere kleine Harzbläschen trägt. An älteren Blättern sah ich diese Blasen nicht; an Stelle der bei jungen Blättern vorhandenen treten nach längerem Liegen in Wasser die beschriebenen Krystallchen auf. Alle diese noch genauer zu untersuchenden Erscheinungen deuten wiederum darauf hin, dass es sich hier um eine besondere Form der Drüsenhaare und Drüsensecretion handelt.

§ 21. Darwin hat durch seine Insectivorous plants die Aufmerksamkeit auf der Epidermis angehörige Organe gelenkt, welche sich ihrem Bau und ihrer Entwicklung nach an die Haarbildungen und besprochenen Hautdrüsen nahe anschliessen, aber ausgezeichnet sind dadurch, dass sie an ihrer Oberfläche, wenigstens in den genauer untersuchten Fällen, auf Einwirkung andauernder chemischer oder mechanischer Reize eine Flüssigkeit absondern, welche eine freie (organische) Säure und ein dem Pepsin ähnlich wirkendes Ferment in Lösung enthält. In Folge des Zusammenwirkens beider gelöster Körper sind sie fähig, eiweissartige Substanzen zu lösen, zu verdauen, und es wird die Lösung dieser sowohl wie die von Phosphaten, Ammoniaksalzen u. a. von ihnen oder — was nicht überall als ausgemacht gelten kann — auch von ihrer Umgebung absorbirt. Nach jenen verdauenden Leistungen kann man diese Organe Digestions-Drüsen nennen. Ausser den genannten Lösungen findet bei manchen, zumal Drosera-, Drosophyllum-, Pinguicula-Arten, reichliche Ausscheidung von in Wasser quellbarem, klebrigem Schleime statt, welcher bei den genannten Pflanzen auch von der Reizung unabhängig auftritt, in diesem Falle aber der sauern Reaction und digestiven Wirkung entbehrt. Bei anderen ist der Schleim nicht beobachtet.

Die in Rede stehenden Organe und die durch sie gegebene Fähigkeit, thierische Substanz zu verdauen und als Nährstoff aufzunehmen, sind zur Zeit bekannt an den eigenartig gestalteten Blättern von Droseraceen, zumal Drosera-Arten, Drosophyllum, Dionaea, und von Pinguicula-Arten. Andere Pflanzen nehmen ebenfalls mit ihrem Laube gelöste animalische Körper als Nährstoffe auf, unzweifelhaft (Utricularia) oder sehr wahrscheinlich (Aldrovanda, Nepenthes, Sarracenia, u. a.) und zeigen dem entsprechend Organe, welche als Digestions-Drüsen mit Wahrscheinlichkeit zu betrachten, wenn auch zur Zeit noch nicht völlig sicher erkannt sind.

Die unzweifelhaften oder präsumptiven Digestionsdrüsen haben (soweit sie der Epidermis angehören) entweder die Stellung und Zellanordnung circumscripter Hautdrüsenflecke, oder von Haaren oder Schuppen.

Sie stehen entweder über Gefässbündelenden (Drosera, zum Theil Nepenthes) oder ohne directe Beziehung zu diesen (z. B. Pinguicula, Dionaea).

Von den hierhergehörigen, über die Epidermisfläche vortretenden Haar-

bildungen wurden schon oben (p. 67) die zierlichen, langgestielten schirmförmigen Schuppen erwähnt, welche in grosser Zahl auf der Blattfläche der Pinguiculen stehen; sie secerniren auf ihrer oberen Fläche. Ganz kurz schirmartig gestielte, runde vielzellige Schuppen ohne irgend besonders nennenswerthe Eigenheiten in der Anordnung der Zellen sind die Digestionsdrüsen auf der Blattoberseite von Dionaea, Aldrovanda; bei den Utricularien dürfte die digestive Function den vierarmigen, schon p. 65 genannten Haaren zukommen, welche der Innenfläche der thierfangenden Schläuche zahlreich aufsitzen. Bei den untersuchten Drosera-Arten und Drosophyllum ist die Gestalt und Anordnung der Zellen an den secernirenden Blattzähnen durchaus ähnlich den circumscripten Hautdrüsenflecken, zumal an Laubblattzähnen; ihre Beschreibung für Drosera wird besser unten Cap. VIII., im Zusammenhange mit der der Gefässbündelenden gegeben werden.

Die am meisten eigenthümliche Anordnung haben die vielfach untersuchten, am eingehendsten neuerdings von Wunschmann bearbeiteten präsumptiven Digestionsdrüsen von Nepenthes[1]. Dieselben stehen hier in dem mittleren und unteren Theil des kannenförmigen Blattabschnitts auf der Innenfläche, bei manchen Arten auch auf der Innenfläche des Kannendeckels. Sie gehören zu und entstehen aus der Epidermis und bestehen aus einem von kleinen cubischen Zellen gebildeten scheibenförmigen Fussstück, welches einen abgerundeten, aus radial-senkrecht gestellten, prismatischen, zartwandigen Zellen gebildeten Kopf trägt. Ihre Gesammtform ist also die einer rundlichen Warze. Jede dieser sehr zahlreichen, mit blossem Auge eben erkennbaren Warzen liegt in der Kanne in einer gegen den Grund dieser zu offenen Tasche, welche dadurch gebildet wird, dass die den obern Rand der Warze umgebende Reihe von Epidermiszellen in Form eines halbkreisförmigen, scharfrandigen Wulstes lappenartig über die Warze vorgezogen ist. Am Kannendeckel ist dieser Wulst ringsum gleich hoch. — Im obern Theil der Kanne fehlen die Drüsen auf der Innenfläche; die Epidermis ist hier mit Wachskörnchen in einfacher Schicht bedeckt und glatt, mit der Einschränkung, dass reichliche, kleine, quer halbmondförmige (grundwärts concave) Haarzellchen zwischen den leicht undulirten Epidermiszellen stehen. — Ueber Sarracenia vgl. p. 73. —

Bei aller Aehnlichkeit des Aufbaues mit dem der oben besprochenen Hautdrüsen sind die hier in Rede stehenden Digestionsorgane von diesen der Structur nach dadurch wesentlich verschieden, dass ihr Secret — soweit die Untersuchungen reichen, auch der Schleim von Drosera und Pinguicula — nicht in der Wand, zwischen Cellulosehaut und Cuticula, sondern auf der freien Oberfläche letzterer auftritt.

Andere allgemein bemerkenswerthe, anatomische Eigenthümlichkeiten sind zur Zeit nicht anzuführen, ohne gleichzeitig die hier gezogenen Grenzen weit zu überschreiten und ausführlich auf physiologische Details einzugehen. Es kann daher, nach dieser kurzen Erwähnung, hier nur verwiesen werden auf die neuere Literatur über insectenfressende Pflanzen und einige ältere, zum Theil schon citirte Arbeiten über die Anatomie der in Rede stehenden Drüsen:

---

1 Treviranus, Zeitschr. f. Physiologie, III, 73. — Meyen, Secretionsorgane. — Oudemans, de Bekerplanten, Album d. Natuur, Groningen 1863 u. 1864. — Wunschmann, Ueber Gattung Nepenthes. Diss. Berlin 1872. —

Ch. Darwin, Insectivorous Plants, London 1875. — J. D. Hooker, Address to the Dep. of Zoology and Botany of the Brit. Association. Belfast, 1874. — F. Cohn, Ueber die Blasen von Aldrovanda und Utricularia. Beit. z. Biologie, Heft III, p. 71. — Treviranus, Meyen, Oudemans, Wunschmann, l. c. Schacht, l. c. Utricularia, vgl. p. 65. — E. Morren, Note sur le Drosera binata. Bull. Acad. Belg. 1875. — Aldrovanda: Cohn, Flora 1850. Caspary, Bot. Ztg. 1859, 117 ff. — Fraustadt, Anatomie d. Dionaea muscipula, in Cohn, Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. II, p. 27. — Fr. Darwin, The process of aggregation in the tentacles of Drosera rotundifolia, Micr. Journ. Vol. XVI. N. S. — Warming, in Videnskab. Meddelelser fra nat. Forening i Kjöbenhavn, 1872, p. 168, (Resumé p. 18; Drosera). —

§ 22. Von allgemein verbreiteten, feuerfesten Membranbestandtheilen sind Siliciumverbindungen, oxalsaurer und kohlensaurer Kalk in der Epidermis vielfach in bemerkenswerther Menge oder Form enthalten.

Siliciumgehalt, »Verkieselung«, ist vorzugsweise bei Epidermen beobachtet, besonders reich in den cuticularisirten Aussenwänden. Hoch siliciumhaltige Epidermen sind durch Härte und Festigkeit ausgezeichnet: Equisetum hiemale, Calamus Spec., Gramina, Blätter von Ficus Sycomorus, F. trachyphylla, Deutzia scabra, Celtis, Ulmus, Davilla brasiliana, Parinarium senegalense, Magnolia grandiflora; ein bestimmtes Verhältniss zwischen Kieselhaltigkeit und Festigkeit besteht aber nicht, die harten Epidermen der Blätter bei den meisten Palmen, Mahonia aquifolium, Drimys Winteri, Rhododendron, Hakea spec. Phormium tenax, der Phyllocladien von Ruscus aculeatus, der Cycas revoluta sind kieselfrei (Mohl).

Oxalsaurer Kalk ist in Form von Körnchen oder deutlichen Krystallen in den Epidermen, zumal den Cuticularschichten beobachtet bei den Blättern von Welwitschia, vielen Cupressineen und Taxineen, bei Ephedra-Arten, den Blättern von Dracaena reflexa, arborea, Draco, umbraculifera, Sempervivum calcareum Jord., Mesembryanthemum-Arten. Sein reichliches Vorkommen gibt der Epidermis vielfach matt-weisse Färbung, wie bei genanntem Sempervivum, Mesembryanthemum lacerum, incurvum, stramineum, Lehmanni, vulpinum u. a., den weissen Flecken der Blätter von M. tigrinum.

Kohlensaurer Kalk ist in erheblicher Menge enthalten in der Membran mancher Haare und vorzugsweise in besondern, unter dem Namen Cystolithen zumal bei Urticaceen und Acanthaceen bekannten zapfenförmigen Wandverdickungen.

Siliciumhaltige Epidermen sind nach v. Mohl's ausgedehnten Untersuchungen bei Arten aus 41 den verschiedensten grossen Abtheilungen des Pflanzenreichs angehörenden Familien beobachtet.

Der Siliciumgehalt betrifft vorwiegend die äusseren Schichten der Aussenwand, doch bemerkt v. Mohl,[1] es sei ihm nicht vorgekommen, dass er sich nur auf die äusserste Cuticularlamelle erstreckte. In den meisten Fällen, und bei glatter und ebener Oberfläche immer, erstreckt sich die Verkieselung über die ganze Aussenwand und den äusseren Theil der Seitenwand der Epidermiszellen; so z. B. bei vielen Gräsern und Cyperaceen. Seltener und nur bei hohem Grade der Verkieselung nimmt an dieser auch die Innenwand der Epidermiszellen und selbst (Deutzia scabra) noch die subepidermalen seitlich die Athemhöhle begrenzenden Zellen Theil. Auch die Schliesszellen der Spaltöffnungen verkieseln ringsum vollständig oder nur theilweise.

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 209, 305, wo auch die Literatur über den Gegenstand ausführlich besprochen wird; und Hofmeister, in diesem Handbuche I, 1, p. 242.

Theilweise Verkieselung der Zellwand findet sich in einzelnen anderen Fällen; so ist sie beim Stengel von Scirpus palustris und mucronatus auf die vorspringenden Knötchen in der Mittellinie der Oberhautzellen beschränkt. An den Nebenzellen von Equisetum hiemale sind die Querleisten auf der untern Wand nur in ihrem der Spalte angrenzenden inneren Theile, nicht in dem äusseren verkieselt (Fig. 24, p. 76 *A*, *C*). Ferner gehören hierher die Stiele der Cystolithen bei den Urticaceen, deren Verkieselung von Payen nachgewiesen wurde, und die cystolithenartigen Wandvorsprünge der oben genannten Borragineen und Compositen (Onosma, Cerinthe, Helianthus trachelifolius, vgl. p. 112). An den Brennhaaren der Urtica dioica ist der obere spröde Theil der Wand sehr stark, der untere wenig verkieselt (Mohl, l. c. 219).

Sehr häufig sind Verschiedenheiten in der Verkieselung der Zellen und Zellgruppen einer Epidermisfläche, indem nächst benachbarte in ungleichem Maasse oder die einen stark, andere gar nicht verkieselt sind. Bei der Epidermis vieler Gräser zeichnen sich die oberen von den paarweise über einander stehenden, kurzen Epidermiszellen durch besonders starke Verkieselung ihrer Wand vor den übrigen aus, welche letztere schwächer, in manchen Fällen vielleicht gar nicht (Internodien von Saccharum officinarum) verkieselt sind. Häufig stellen die Haare Centra der Verkieselung dar. Sie verkieseln allein (Blatt von Campanula Cervicaria, Ficus Joannis Boiss., Urtica excelsa, lusitanica, dioica); oder der Process beginnt in ihnen und dehnt sich rings um die Basis jedes Haares centrifugal über die Epidermisfläche aus, um sich über diese gleichmässig oder ungleichmässig zu verbreiten. In letzterem Falle sitzt, auch an dem erwachsenen Organ, jedes Haar inmitten einer beim Absterben meist weiss werdenden, aus verkieselten Epidermiszellen bestehenden Scheibe, welche von anderen ihr gleichen Scheiben getrennt ist durch Interstitien mit schwacher Verkieselung (z. B. Blatt von Humulus, Ulmus campestris, Tectona grandis und anderen Verbenaceen, Cucurbitaceen, Pulmonaria saccharata, Cerinthe major, Silphium connatum, Helianthus grosseserratus, manche Dilleniaceen, Chrysobalaneen u. a. m.) oder Interstitien ohne Verkieselung (Blatt von Cerinthe aspera. minor, Onosma stellulatum, arenarium, Lithospermum officinale, Helianthus tuberosus, trachelifolius etc.). — Manchmal (z. B. Ulmus campestris) wächst die das Verkieselungscentrum bildende Zelle nicht zum Haare aus.

Bei vielen Blättern, zumal dicotyledoner Gewächse (z. B. Humulus, Morus alba) ist die Epidermis der Oberseite weit stärker als die der Unterseite verkieselt; bei letzterer scheint die Verkieselung selbst manchmal zu fehlen, während sie in jener vorhanden ist (z. B. Helianthus trachelifolius, Heliopsis laevis, Obeliscaria columnaris). In allen diesen Erscheinungen ist eine gewisse Analogie mit der Cuticularisirung der Membranen nicht zu verkennen.

Ueber die Einlagerung von oxalsaurem Kalk vgl. H. Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871. Pfitzer, in Flora 1872 p. 97.

Die bemerkenswerthesten Ablagerungsorte kohlensauren Kalks in der Epidermis sind die von Weddell[1]) Cystolithen genannten Wandverdickungen.

Die Cystolithen der Urticaceen wurden von Meyen bei Ficus elastica entdeckt, 1839[2]) ausführlich beschrieben, nachher, nebst denen verwandter Pflanzen, von Payen[3]), Schacht[4]), Weddell (l. c.) untersucht. Schleiden[5]) lieferte einige Beobachtungen über sie und sprach über ihre morphologische Bedeutung

1) Ann. sc. nat. 4e Sér. II, p. 267.
2) Müller's Archiv 1839, p. 257.
3) Mémoires sur le développement des végétaux. Mém. présentés de l' Acad. des sciences T. IX.
4) Abhandl. der Senckenbergischen Gesellsch. I, p. 133.
5) Grundzüge, 3. Aufl., p. 341.

eine Ansicht aus, welche gleich einigen Angaben Payen's über ihre Structur durch die angeführten neueren Untersuchungen berichtigt sind.

An dem noch gerollten und von seiner Stipularhülle umscheideten Blatte von Ficus elastica (Fig. 44) besteht, längere Zeit vor der Entfaltung, die Epi-

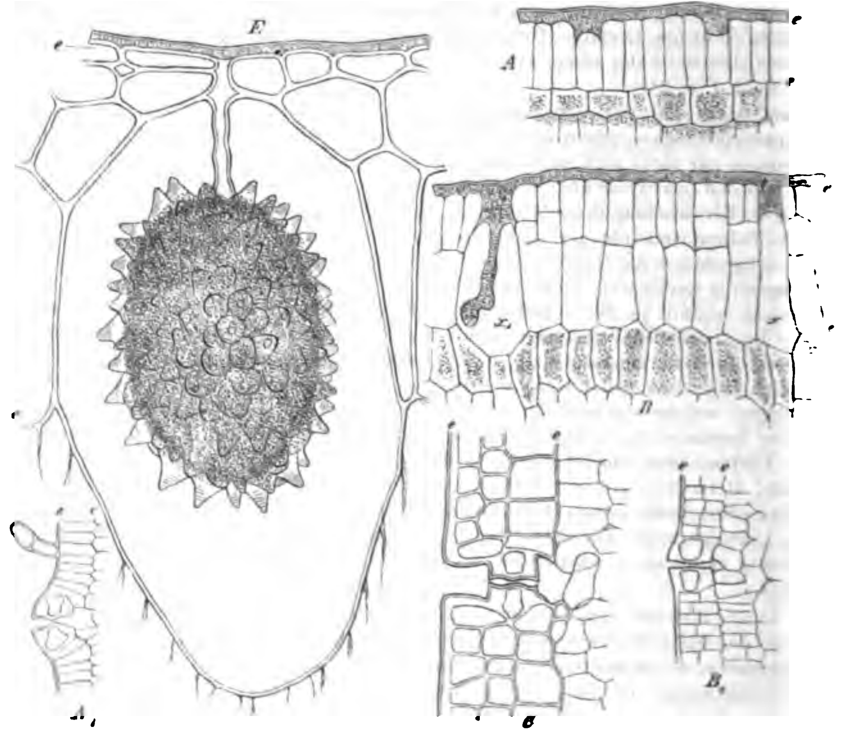


Fig. 44.

dermis der Oberseite aus einer einfachen Lage gestreckt-prismatischer, mit ihrer Längsachse rechtwinklig zur Blattfläche gestellter Zellen (A). Diese sind alle nahezu gleich gross und gleich gestaltet: mit einander von der Cuticula bedeckt, unter dieser die meisten mit mässig dicker, jedoch die Seitenwände an Dicke übertreffender Cellulose-Aussenwand versehen. Einzelne dieser Zellen verdicken nun ihre Aussenwand um das 4-, 6- und mehrfache der übrigen. Letztere theilen sich dann durch Längs- und Querwände, um die

Fig. 44. Ficus elastica, Blatt, senkrechter Durchschnitt. *e—e* jedesmal die Dicke der Epidermis. *A* 600 Oberseite, A_1 390 Unterseite desselben sehr jungen Blattes; in A_1 eine schon fertige oberflächlich bleibende Spaltöffnung und ein vergängliches Haar; in *A* zwei Cystolithenzellen, an der verdickten Aussenwand kenntlich, Epidermiszellen noch ungetheilt. *B* 600 Ober-, B_1 390 Unterseite eines etwas älteren Blattes. Epidermiszellen in Theilung. In *B* ist x ein jüngerer, x_1 ein älterer, schon den zapfenförmigen Wandvorsprung zeigender Zustand einer Cystolithenzelle. — *C* (390) älteres Blatt, Unterseite. Theilung der nunmehr dreischichtigen Epidermis vollendet, Spaltöffnung eingesenkt, definitive Grösse und Gestalt der Theile jedoch noch nicht erreicht. — *E* Oberseite eines erwachsenen Blattes, vierschichtige Epidermis, Cystolithenzelle (375).

4 schichtige Epidermis zu bilden. Die Zellen mit stark verdickter Aussenwand bleiben ungetheilt, ihre Aussenwand wächst in der Richtung der Blattfläche nur sehr wenig weiter, so dass sie bald nur einen etwas stärkeren Membranstreifen zwischen den sich verdickenden, seitlich angrenzenden Zellwänden darstellt. Der übrige Theil dieser Zellen dagegen dehnt sich aus zu einer grossen ovalen, tief in das subepidermale Parenchym sich eindrängenden Blase. Sobald diese Ausdehnung und in der Nachbarschaft die Theilung beginnt, wächst von der Mitte der verdickten Aussenwand senkrecht in den Innenraum hinein ein (aus Cellulose bestehender) zapfenförmiger Fortsatz, dessen stumpfes Ende kolbig schwillt (*B*). Bei fertiger Ausbildung (*E*) des Blattes hat die Anschwellung die Gestalt eines ei- oder fast kugelförmigen, die Zelle durchschnittlich zur Hälfte oder mehr ausfüllenden Körpers erreicht, des Cystolithen, welcher auf seiner Oberfläche dicht bedeckt ist mit spitzen und stumpfen, radial divergirenden conischen Warzen, und an einem unregelmässig cylindrischen Stiele, der sich in die ursprüngliche verdickte Aussenwand direct fortsetzt, in den Innenraum der blasigen Zelle hineinhängt. Der ganze Körper ist von kohlensaurem Kalk imprägnirt, der Stiel ausserdem kieselhaltig; er hat ein homogen-glasglänzendes Ansehen, in den spitzen Warzen oft deutliche Schichtung und Körnelung. Säuren lösen das Kalksalz unter lebhafter Kohlensäureentwicklung. Nach der Auflösung bleibt der gestielte Körper in seiner ursprünglichen Befestigung zurück, der Stiel wenig verändert, die Anschwellung als zartes Celluloseskelett, die Umrisse unregelmässiger geworden, im Innern reichliche Schichtung und zarte radiale Streifung, die Schichten von dem Stielende aus der Oberfläche nahezu concentrisch.

Die Epidermis der Blattunterseite von Ficus elastica hat ähnliche, jedoch kleinere und seltnere Cystolithen. Dieselben Bildungen sind bei allen anderen darauf untersuchten Ficus-Arten nachgewiesen worden, mit Form- und Grössenunterschieden, je nach den Species. Die Cystolithenzelle liegt bei anderen Arten mit viel breiterer Aussenwand als bei Ficus elastica in der Oberfläche der Epidermis (z. B. F. australis, salicifolia), oder ihre derbe Aussenwand ragt selbst als mehr oder minder lange Haarspitze über diese hervor (Ficus Carica, montana, ulmifolia).

Andere Urticaceen haben ähnliche Cystolithenzellen und Cystolithen in der Epidermis: Arten von Parietaria, Boehmeria, Forskåhlea tenacissima, Celtis, Morus, Broussonetia, Humulus, Cannabis, Conocephalus, Urtica (Payen). Eine von der runden oder ovalen verschiedene Form zeigen die in Rede stehenden Körper bei Pilea decora, densiflora? (Weddell), Urtica macrophylla (Fig. 45). Der Cystolith ist hier spindelförmig, gerade oder gekrümmt-zweischenkelig Pilea densiflora?), er liegt in einer ihm ähnlich gestalteten Zelle, deren grösster Durchmesser der Epidermisfläche parallel steht, und ist an deren Aussenwand-Mitte befestigt durch ein Stielchen, welches von der Mitte seiner einen Seite entspringt. Die Structur der spindelförmigen Cystolithen ist dieselbe wie die der runden. Unter den Urticaceën fehlen die Cystolithen bei Ulmus und Dorstenia (Payen).

Die Cystolithen der Acanthaceen, welche Gottsche (bei Schacht l. c.) zuerst fand, sind denen der Urticaceen in der Structur gleich; ihre Gestalt selten rundlich (Justicia carnea, Schacht), meist spindelförmig oder von der Gestalt

einer querhalbirten Spindel. Ihre Befestigung mittelst eines Stielchens ist manchmal ebenfalls gleich der oben beschriebenen (Justicia carnea, Beloperone oblongata, Schacht l. c.); die halbspindelförmigen aber sitzen vermittelst eines sehr dünnen, kurzen Stielchens mit einem Punkte ihres abgestutzten Endes an einer Seitenwand der sie bergenden Zelle. Schacht gibt die Cystolithen an in

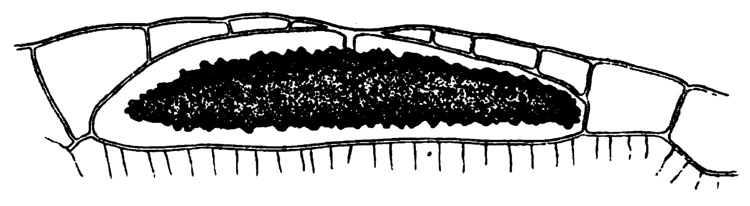


Fig. 45.

der Epidermis von genannten Acanthaceen, ferner von Barleria alba, Ruellia formosa, livida, Justicia paniculata, denen Eranthemum pulchellum, Goldfussia anisophylla und andere hinzuzufügen sind. Er vermisste sie dagegen bei Justicia purpurascens, Acanthus mollis.

Ueber das Vorkommen der Cystolithen in dem subepidermalen Gewebe bei Urticaceen und Acanthaceen siehe § 32.

»An die Cystolithen der nesselartigen Gewächse schliessen sich die Knötchen an, welche bei Borragineen und manchen Synanthereen die Basis der Haare umgeben.«[1]; Die in der Epidermis eingesenkte Basis dieser Haare wird umgeben von einer, oder 2 concentrischen ringförmigen Reihen von Zellen, welche sich auszeichnen dadurch, dass ihre Wand an der ganzen dem Haare zugekehrten Fläche mit einer reich geschichteten, buckelförmig nach innen vorspringender Verdickung versehen sind, welche das Lumen der Zelle zur Hälfte zwei Dritttheilen, manchmal fast vollständig ausfüllt. Diese Membranverdickung enthält (neben einer Siliciumverbindung) reichlich kohlensauren Kalk, theils als homogen infiltrirte Masse, theils in Form sehr kleiner Körnchen, oder manchmal rissig-krystallinischer Klumpen. Beispiele: Cerinthe aspera, major, minor, Onosma stellulatum, arenarium, Echium vulgare, fruticosum, Lithospermum officinale, Anchusa italica, Helianthus tuberosus, trachelifolius, macrophyllus W., Obeliscaria columnaris, Heliopsis laevis[2]). Bei den mehrzelligen Haaren von Helianthus finden sich öfters ebensolche Verdickungen in der untersten Zelle, seitlich und an der Unterfläche der oberen Wand. Ob die die Haare oder Haarrudimente umgebenden, den erwähnten ähnlichen, kieselhaltigen Zellrosetten, welche bei Ulmus, Dilleniaceen und Chrysobalaneen (v. Mohl l. c.) vorkommen, auch kohlensauren Kalk enthalten, ist nicht angegeben.

In den Haaren vieler Cruciferen — Alyssum, Cheiranthus Cheiri, Capsella u. a. m. — weisen Reagentien sehr reichlichen Gehalt an kohlensaurem Kalk nach. Derselbe ist in nicht einzeln unterscheidbaren Theilchen, vorwiegend (ob allein?) in den äusseren Schichten der Membran, zumal in den nach aussen vorspringenden warzenförmigen Verdickungen (vgl. Fig. 21, *D*, p. 68) enthalten. Diese sind an dem frisch in Wasser getauchten Haare stark lichtbrechend, bläulich glänzend, nach Lösung des Kalksalzes äusserst blass und durchsichtig.

Auch andere derbe Haare (Borragineen, Helianthus) scheinen in ihren Seitenwänden reichliche Mengen kohlensauren Kalkes zu enthalten.

Fig. 44. Urtica macrophylla. Epidermisstück mit Cystolithenzelle von der Blattoberseite; senkrechter Durchschnitt (225).

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 229.
2) Vgl. v. Mohl, l. c. p. 227.

§ 23. Kalkauflagerungen. Aufgelagert auf die Aussenfläche der Cuticula, diese incrustirend, findet sich kohlensaurer Kalk in feinkörnigen Massen

1) auf der Epidermis über den Gefässbündelenden mancher Landpflanzen. An den bezeichneten Stellen liegt ein (weisses) körniges Kalkschüppchen. So bei vielen Farnblättern: Polypodium subauriculatum, meniscifolium, repens, aureum, sporadocarpum, areolatum, crassifolium, morbillosum u. a., Nephrolepis-Arten, Aspidium leucostictum, albopunctatum, pedatum, Lomaria attenuata[1]), und an den Blättern der weiss incrustirten Saxifraga-Arten[2]). Die genannten Farne zeigen an bestimmten Stellen der obern Blattfläche seichte, Lomaria attenuata ein tief flaschenförmiges Grübchen, in welchem mit der definitiven Ausbildung des Blattes das nach Wegnahme nicht erneute, weisse Kalkschüppchen auftritt. Auch bei den Saxifragen werden die Kalkschuppen in Grübchen ausgeschieden, welche auf der Oberseite des Blattes liegen; — bei den Arten von Euaizonia auf jedem der mit kurzen, stumpfen Härchen besetzten Kerbzähne; bei S. caesia zu 4—6 paarweise an beiden Rändern und ein unpaares am Ende des Mediannervs; bei S. retusa, oppositifolia 1—3—5 auf der Oberseite. Die Grübchen sind von der Kalkmasse ausgefüllt; ihre Epidermis ist von der der übrigen Blattfläche durch Kleinheit, Zartwandigkeit ihrer an körnigem Protoplasma reichen Zellen ausgezeichnet, welche bei Lomaria attenuata papillenartig vorgewölbt sind. Spaltöffnungen fehlen in den Grübchen bei den genannten Farnen (Mettenius), bei den Saxifragen sind stets die Seite 57 beschriebenen Wasserspalten vorhanden.

2) An den Blättern und krautigen Stengeln von Plumbagineen[3]) (Arten von Plumbago, Statice, Armeria) finden sich, ohne directe Beziehung zu Gefässbündelenden, zahlreiche über die Oberfläche zerstreute Kalkschüppchen. Jedes derselben tritt auf der Aussenfläche einer kleinen Zellgruppe von besonderem Bau auf und ganz ebensolche Zellgruppen kommen vor bei solchen Arten, denen die Kalkausscheidung fehlt, wie Armeria vulgaris, plantaginea, Statice scoparia, latifolia, purpurascens, alata (Mettenius). Sie bestehen aus 8 Zellen, welche hervorgehen aus einer in der Flächenansicht gerundet quadratischen Epidermiszelle. Diese wird durch zwei rechtwinklig gekreuzte, zur Oberfläche senkrechte Wände in 4 getheilt; jede der letztern abermals durch eine senkrechte Wand in 2: eine die innere Ecke bildende, sehr schmale und eine peripherische. Die Zellen dieser Gruppen sind zartwandig und führen dichtes feinkörniges Protoplasma. Ihre Aussenwände liegen bei manchen Arten in der Oberfläche, bei anderen, zumal derbhäutigen, bilden sie den Boden grubiger Einsenkungen, z. B. Statice alata, purpurea, monopetala.

3) Bei Wasserpflanzen, zumal untergetauchten, ist oft die ganze Epidermisfläche mit einem starken Ueberzug von kohlensaurem Kalk gleichförmig bedeckt. Reinsch[4]) fand die Kalkdecke an der Oberseite der Schwimmblätter

1) Treviranus, Verm. Schriften, IV, 66. Mettenius, Filices horti Lipsiensis, p. 8, 9.

2) Unger, Einfluss des Bodens etc. p. 178. — Ders. Beitr. z. Physiol. d. Pfl. VIII. Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 43, 519; Mettenius, l. c.

3) Braconnot, Ann. chim. et phys. LXIII, 375. Treviranus, Physiol. II, 101. Mettenius, l. c. p. 9.

4) Flora 1858, p. 723.

von Potamogeton natans während der kräftigen Vegetation des Blattes über jeder Spaltöffnung unterbrochen. Auch an manchen Kalkschüppchen bildenden Landpflanzen, Saxifragen, z. B. S. crustata, Statice spec. ist die ganze Epidermis mit einer dünnen Kalkkruste bedeckt.

Die Entstehung der Kalküberzüge ist noch zu untersuchen. Es liegt nahe, bei dem sub 3) genannten Fall an einen durch Kohlensäureentziehung aus dem kalkhaltigen Wasser entstandenen Niederschlag zu denken, die Kalkschüppchen über den Gefässbündelenden durch Eindunsten ausgepresster kalkhaltiger Wassertropfen zu erklären, zumal weil das Austreten solcher Tropfen bei den Farnen und Saxifragen am jungen Blatte wirklich stattfindet; und die neben den Schüppchen vorkommende Incrustation aus theilweiser Lösung der Schüppchen in kohlensäurehaltigem Wasser und nachheriger Wiedereindunstung. Das sind plausible Erklärungen, für welche aber die Nachweisung fehlt; für die Kalkausscheidung der Plumbagineen sind sie nicht zulässig.

Analysen der Kalküberzüge ergaben bei Potamogeton neben kohlensaurem Kalk Spuren von Kieselsäure und Eisenoxydul (Reinsch), bei Saxifraga crustata (Unger l. c.) auf 4,146 Theile kohlens. Kalk 0,817 kohlens. Magnesia.

Die Schüppchen der Farne, Saxifragen und Plumbagineen hinterlassen, wenn der Kalk durch Salzsäure gelöst ist, einen farblosen, gallertartigen Rückstand.

Incrustationen durch kohlensaure Alkalisalze werden angegeben für das Laub von Tamarixarten, Réaumuria, Strandpflanzen. Notizen darüber: de Candolle, Physiol. p. 237. Treviranus, Physiol. II, 101. Unger, Anat. u. Physiol. 369. Bestimmte Untersuchungen fehlen.

Abschnitt 2.

Kork.

§ 24. Kork[1]) wird in erwachsenen Pflanzentheilen gebildet als ein die wesentlichen physicalischen Eigenschaften cuticularisirter Epidermis besitzendes und diese ersetzendes Gewebe, da wo die Epidermis im normalen Entwicklungsverlaufe abgestossen wird (vgl. Cap. XV) oder wo lebendes Parenchym durch Verwundung blosgelegt oder von ins Innere gedrungenen Zerstörungen abzugrenzen ist. Selten, nämlich bei manchen Knospendeckschuppen, tritt Kork gleichsam als Verstärkung bleibender Epidermis auf.

Der Korkbildung sind alle darauf untersuchten phanerogamen Landpflanzen fähig. Bei Kryptogamen ist sie nur in vereinzelten Fällen gefunden, nämlich an der Oberfläche des Rhizoms von Ophioglosseen[2]).

Die Korkbildung nimmt immer ihren Ursprung in der Epidermis oder in lebenden Parenchymzellen und zwar in letzteren ohne Unterschied, welchem Gliede und welcher Region desselben sie angehören. Wundflächen jeder Art werden durch sie abgeschlossen, vernarbt; kranke, abgestorbene Theile von weiter lebenden abgegrenzt. Im normalen Entwicklungsverlaufe tritt sie (abgesehen von den hier in die Kategorie der Wundflächen zu stellenden Tren-

1) Sanio, in Pringsheim's Jahrb. II, p. 39. Weitere Literatur s. im Cap. XV.
2) Russow, Vergl. Unters p. 121. —

nungsflächen abgeworfener Glieder) vorzugsweise an der Oberfläche solcher Theile ein, welche wie die Stämme und Wurzeln der meisten Dicotyledonen, Gymnospermen und weniger Monocotyledonen ein lang andauerndes, ausgiebiges Dickenwachsthum besitzen, welchem die successiven peripherischen Gewebelagen nicht dauernd folgen (vgl. Cap. XV); weniger allgemein an der Oberfläche langlebiger, fester, aber nicht dauernd in die Dicke wachsender Monocotyledonen-Stengel und -Wurzeln. Die meisten dieser behalten ihre Epidermis, durch Kork wird dieselbe ersetzt im Stamm und den Wurzeln von Pandaneen, epiphyten Aroideen (Philodendron, Monstera, Anthurium, Tornelia[1])), Wurzeln und Rhizomen von Dracaenen, Strelitzia, Dioscorea, Zingiberaceen. Selten endlich findet sich Korkbildung normaler Weise an der Oberfläche von Blättern, nämlich an den Schuppen der Winterknospen mancher Dicotyledonen- und Nadelholzbäume, Aesculus Hippocastanum[2]), Ulmus montana, Populus, Carpinus, Corylus, Abies excelsa.[3])

Die Korkbildung beginnt damit, dass in einer der abzuschliessenden Fläche parallelen, einfachen Zellschicht Theilungen eintreten durch dieser Fläche ebenfalls parallele Wände. Die bezeichnete, in Beziehung auf die Korkbildung die initiale zu nennende Zellschicht ist in bestimmten unten (Cap. XV.) näher zu besprechenden Fällen normaler Rindenentwicklung von Dicotyledonen die Epidermis, in allen übrigen eine zunächst unter dieser oder tiefer liegende Parenchymlage; bei Wundverschluss in der Regel diejenige Parenchymlage, welche zunächst innen von den durch die Verwundung verletzten liegt; doch kommen hiervon Ausnahmen vor, indem eine tiefer innen liegende Schicht zur Korkinitialen werden kann. Die Gestalt der initialen und der aus ihren Theilungen hervorgehenden Korkschicht richtet sich dem Gesagten zufolge nach der der abzuschliessenden Fläche. Sie kann bei Wunden alle möglichen Formen haben, bei der normalen Korkbildung ist sie der normalen Oberfläche des Gliedes ähnlich.

Durch die in Richtung der Fläche gehenden Theilungen wird die einfache Lage initialer Zellen in eine mehrschichtige Meristemzone verwandelt. Von den Schichten dieser Zone nehmen alsbald die äusseren, d. h. der normalen Oberfläche oder der Wundfläche zugekehrten die Eigenschaften von Korkzellen an, sie werden hiermit theilungsunfähig. Eine an die Korkzellen innen angrenzende einfache Zellenlage dagegen behält in der Regel die Eigenschaften von Meristem und hiermit die Fähigkeit, die Theilungen fortzusetzen, sie ist das korkerzeugende, phellogene Meristem oder die phellogene Schicht.

An Theilen, deren Umfang noch zunimmt, folgt die phellogene Schicht diesem Wachsthum und vermag durch senkrecht zur Oberfläche gerichtete Theilungen die Zahl ihrer Zellen und der aus ihnen hervorgehenden Korkschichten successive zu vermehren.

Aus dem Angegebenen folgt, dass die Zellen einer Korkmasse von Anfang an in zur Oberfläche senkrechte Reihen geordnet sind, deren jede einer Initial-

---

1) v. Tieghem, Str. d. Aroidées, l. c.

2) Hanstein, Bot. Ztg. 1868, p. 721.

3) Areschoug, Om den inre byggnaden i de trädartade växternes Knoppfjäll. Lunds Univ. Arsskrift T. VII, (1870).

zelle entspricht; wächst die von Kork bedeckte Fläche an Umfang, so kann sich jede Reihe successive verdoppeln. Die zur Oberfläche senkrechte Reihung wird von den Korkelementen stets sehr regelmässig beibehalten. Die der Oberfläche parallelen Wände in benachbarten Reihen ferner passen meist ziemlich genau auf einander, so dass zu der senkrechten Reihung meist eine kaum minder regelmässige Anordnung in der Fläche paralleler Schichten hinzukommt.

Die Succession der zur Fläche parallelen Theilungen ist von Sanio bei der normalen Korkbildung in der Rinde von Holzgewächsen, zumal Dicotyledonen, genau studirt worden und wird für diese Fälle im XV. Cap. ausführlicher darzustellen sein.[1]. Für andere Fälle liegen keine eingehenderen Untersuchungen über die Theilungsfolge vor. Man wird aber kaum fehlgehen, wenn man für die überwiegende Mehrzahl der letzteren die einfachste der von Sanio unterschiedenen Theilungsfolgen, die von ihm centripetale genannte, als Regel annimmt. Bei dieser theilt sich die Initiale in Richtung der Oberfläche in zwei annähernd gleiche Tochterzellen, von welchen die äussere direct Korkzelle wird, die innere Meristemzelle. Bei allen von dieser ausgehenden successiven Zweitheilungen wiederholt sich der gleiche Vorgang, die äussere Zelle wird jedesmal sofort Korkzelle, die innere bleibt meristematisch. Auch für die anderen, im Cap. XV zu beschreibenden Theilungsfolgen gilt das allgemeine Resultat, dass wenigstens jeder in ausgiebigerem Maasse wachsenden Korkmasse neue Korkzellen von dem an ihrer Innenfläche befindlichen Meristem aus hinzugefügt werden.

Die durchschnittliche Zahl der in einer Korkschicht producirten Zellenlagen ist in der Mehrzahl der Fälle eine geringe, die Schicht stellt eine dünne, je nach dem Einzelfalle etwa 2—20 Zellen starke Haut dar, welche bei dauerndem Bestehen annähernd gleiche Stärke dadurch behält, dass die äusseren Lagen absterben und abgeschülfert werden und in dem Maasse, als dies geschieht, ein Nachschub von der Meristemzone aus stattfindet. Mächtigere, bis viele Centimeter dicke Korkmassen werden auf der Rinde der Testudinaria elephantipes und besonders der danach genannten Korkbäume gebildet und bei diesen (Cap. XV) zu besprechen sein.

Die Korkzellen bleiben in lückenlosem Verbande mit einander. Nur bei den an der Bastgrenze die erste Korkschicht bildenden Melastomeen (Cap. XV) sind enge Intercellularräume zwischen den senkrechten Kanten der Korkzellen beobachtet. Die Gestalt der einzelnen Zelle ist etwa die eines Parallelepipedon mit meist 5—6seitigen, in der Richtung der von ihnen bedeckten Oberfläche stehenden Grundflächen. Meistens ist die Höhe des Parallelepipeds kleiner als die Durchmesser der Grundflächen, die Zellen mehr oder minder abgeplattet, in extremen Fällen, wie am Stamme von Fagus, Betula, Tilia, Prunus-Arten, Boswellia papyrifera etc., zu ganz flachen Lamellen. In anderen Fällen sind radiale und Flächendurchmesser ohngefähr gleich oder erstere selbst grösser als letztere, wie besonders in dem weichen Kork von Quercus Suber, Acer campestre, Ulmus, Aristolochia etc.; auch in dünnen Korkschichten, z. B. Philadelphus.

Die Flächendurchmesser sind unter einander wohl in den meisten Fällen

---

1) Vgl. auch dort die auf Korkbildung bezüglichen Abbildungen.

ohngefähr gleich; bei manchen Formen, z. B. älteren Stämmen von Betula, Prunus Cerasus sind dagegen die Zellen beträchtlich quer gestreckt.

Eine Ausnahme von diesen Regeln bilden die Korkzellen der genannten Melastomeen, in sofern sie die Gestalt langgestreckter 4seitiger Prismen haben, deren Seiten der Längsachse des Stengels parallel stehen.

Die einzelnen Wandflächen bleiben flach und gerade oder zeigen Wölbungen und Undulation. Letzteres gilt besonders für die seitlichen oder Radialflächen der meisten weniger platten Korkzellen; und zwar sind dieselben meistens in der Radialebene undulirt; selten (Pinus silvestris, Larix[1]) in der Tangentialebene, so dass die Zelle in der Flächenansicht sternförmig ausgebuchtet erscheint.

Bau und Wachsthumsgeschichte der Korkzellen sind noch mangelhaft bekannt. Vornehmlich auf Grund von Sanio's Untersuchungen ist zur Zeit Folgendes darüber auszusagen.

Bezüglich der Wandstructur kann man zunächst dünnwandige, mit anscheinend fast homogener zarter Wand und andere mit verdickten Wänden unterscheiden. Für erstere liefern besonders die isodiametrischen oder radial gestreckten Zellen der weichen Korkmassen der Stammoberflächen von Quercus Suber, Acer campestre, Aristolochia, die weitzelligen Schichten der Birkenrinde etc. Beispiele. Verdickte Wände haben vorwiegend, doch nicht ausschliesslich (Nerium) die platten Formen; und zwar ist die Wanddicke alsdann ringsum annähernd gleichmässig (z. B. Fagus, Boswellia papyrifera) oder es ist vorwiegend die äussere Wand (z. B. Salix, Zanthoxylon fraxineum) oder die innere Wand (z. B. Mespilus germanica, Viburnum Opulus) verdickt, die Verdickungsmasse ununterbrochen oder getüpfelt. Faserförmige Verdickungen sind in den (mit stark verdickten, mehrschichtigen Lagen abwechselnden) einschichtigen Lagen zartwandiger Zellen der zähen Korkhäute von Boswellia papyrifera bekannt.[2] Die zarte Membran zeigt hier schmale, hie und da spitzwinklig verzweigte nach innen vorspringende Verdickungsstreifen. Ferner fand Sanio in den Korkzellen der Zweige von Melaleuca styphelioides eine tangential gestellte, über die Mitte der Wand laufende, wellig unebene, ringförmige Verdickung.

Entsprechend den gewöhnlichen Verhältnissen der Membranstructur ist in den Fällen stärkerer Verdickung die Verdickungsmasse einer zarten, homogenen Grenzschicht (»primären Membran«) innen angelagert.

Die Membranen, welche im jugendlichen, meristematischen Stadium Cellulosehäute sind, erscheinen an der ausgebildeten Korkzelle immer in verschiedenem Grade verkorkt, d. h. aus Korksubstanz gebildet. Von den Eigenschaften dieses Körpers weiss man, dass die verkorkte Membran in ihrem Verhalten gegen Reagentien und ihren gröberen physikalischen Eigenschaften, speciell der geringen Durchlässigkeit für Wasser durchaus ähnliche Erscheinungen zeigt wie die Cuticula und die cuticularisirten Membranen. Ihre chemische Zusammensetzung, ihr angeblicher, bei der Analyse grösserer Korkmassen

1) Schacht, Lehrbuch, II, 572.
2) Mohl, Bot. Ztg. 1861, 229.

gefundener Stickstoffgehalt u. s. w. sind zweifelhaft.[1]) Bei der mikroskopischen Untersuchung fällt das starke Lichtbrechungsvermögen der verkorkten Membran auf; ihre Umrisse erscheinen im hellen Gesichtsfeld vom Beginn der Verkorkung an dunkel und scharf gezeichnet, dickere Membranen (z. B. vom Stamme der Birke oder Buche) lebhaft glänzend; an dünneren beobachtet man öfters mit der Einstellung des Mikroskops wechselnde Farbenerscheinungen.[2])

Dem Grade der Verkorkung nach sind total und partiell verkorkte Membranen resp. deren Schichten zu unterscheiden. Erstere verhalten sich gegen Reagentien gleich der Cuticula (p. 78), Cellulose ist in ihnen nicht nachweisbar; letztere sind auch im Alter noch cellulosehaltig.

Manchmal ist die Wand ringsum und ihrer ganzen Dicke nach total verkorkt: Periderm von Fagus, Salix und wohl viele dünnwandige Korkzellen auf der Oberfläche von Wurzeln und Knollen. Andrerseits bildet die total verkorkte Masse vielfach eine äussere ringsum gehende Lamelle der Wand und wird innen ausgekleidet von einer stofflich verschiedenen — partiell oder oft vielleicht gar nicht verkorkten — Schicht, welche nach Einwirkung von Kalilösung in Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod lebhafte Cellulosefärbung zeigt. Sehr schwach, nur als höchst zartes Häutchen entwickelt ist diese Auskleidung bei den dünnwandigen Korkzellen von Quercus Suber und Betula. Sie ist hier nur sichtbar nach nicht zu starker Erwärmung mit Kali; anhaltendes Kochen mit diesem Reagens zerstört oder verändert sie wieder, bei Q. Suber unter eigenthümlichen, noch näher zu untersuchenden Zersetzungserscheinungen. In vielen anderen Korkzellen ist die cellulosehaltige Lage ohne Weiteres innerhalb der total verkorkten sichtbar als eine schwächer lichtbrechende, dieser innen angelagerte Masse; theils eine dünne, ringsum ziemlich gleichstarke Schicht, z. B. Zweige von Nerium, Wurzel von Rheum Rhaponticum; theils eine mächtige Verdickungsmasse bildend, welche ringsum gleichdick (platte Korkzellen von Boswellia papyrifera) oder einseitig stärker ist (Zanthoxylon fraxineum, Populus fastigiata, Platanus occidentalis). Ohne Einwirkung von Kali wird sie nicht blau; bei Platanus tritt Bläuung ein nach kurzer Erwärmung mit diesem Reagens; in den übrigen genannten Fällen schon nachdem dasselbe ohne Temperaturerhöhung einige Minuten lang eingewirkt hat. Die meisten der von Sanio beschriebenen Korkzellen mit schwach lichtbrechender innerer Lage der verdickten Wand dürften hierher gehören.

Das Vorhandensein der nach Kaliwirkung Cellulosebläuung zeigenden Lage innerhalb der total verkorkten, welche keine Cellulosereaction zeigt, dürfte Mohl's Angabe[3] erklären, wonach die Korkzellen aus Korksubstanz und Cellulose bestehen und letztere nach Einwirkung von Kali durch Reagentien nachweisbar ist. Die Angabe ist für die soeben genannten Fälle richtig (alle von Mohl aufgezählten habe ich nicht untersucht), die Bläuung nach Kalieinwirkung betrifft aber nicht die ganze verkorkte Membran, wie Mohl annimmt, sondern nur die erwähnte Lage innerhalb der total verkorkten. Auch nach Behandlung mit Schulze's Mischung tritt in letzterer keine Cellulosereaction auf. Mässige Einwirkung d

1) Ueber die chemischen Verhältnisse des Korkes, seine Zersetzungsproducte u. s. w. vgl. die Zusammenstellungen u. Literaturangaben bei Hofmeister, Bd. I dieses Handb. [illegible] Wiesner, Rohstoffe p. 479. Gmelin-Kraut, Handb. d. Chemie, VII, 1, p. 593. Husemann Pflanzenstoffe, p. 1016.

2) Vgl. Sanio, l. c. p. 57.

3) Bot. Ztg. 1847, 503.

Mischung bewirkt Entfärbung und Trennung der total verkorkten Membranen von einander. Stärkeres Erwärmen mit derselben verwandelt letztere successive in eine schmierige desorganisirte Masse[1]; noch stärkere Einwirkung löst sie vollständig auf.

Zwischen den total verkorkten äussern Wandschichten an einander grenzender Korkzellen liegt wohl immer eine sehr dünne, stofflich von ihnen irgendwie verschiedene Grenzlamelle. Sanio gibt dies für Ulmus effusa, Sorbus aucuparia bestimmt an und bildet die Grenzlamelle, von welcher hier die total verkorkten beim Schneiden oft losreissen, ab; sie unterscheidet sich von letzteren durch schwächere Lichtbrechung, zeigt jedoch im übrigen die gleichen Reactionen. Für das Vorhandensein einer solchen sehr zarten differenten Grenzlamelle spricht weiter die Thatsache, dass die Korkmembranen durch Erwärmen mit Schulze'scher Mischung (Quercus Suber), oder schon mit Kalilösung (Boswellia papyrifera) unversehrt bleibend von einander getrennt werden. Für die von Sanio aufgeworfene Frage nach dem eventuellen Wachsthum der Membran durch Apposition sind diese Thatsachen derzeit ohne entscheidende Bedeutung.

Mit dem vorstehend Angegebenen stimmen die neuerdings von Haberlandt[2] gefundenen Thatsachen bis auf einige Differenzpunkte überein. Haberlandt fand beim Kork der Korkeiche, der Kartoffel, des Hollunders und Feldahorns Trennung der Zellen von einander nach Einwirkung von Schulze'scher Mischung oder Chromsäure, Eintreten der Cellulosereaction nach Einwirkung von Kalilösung; letztere löst daher nach ihm die mit der Cellulose vereinigte Korksubstanz, die ersteren Reagentien die »Intercellularsubstanz« oder Grenzlamelle, welche er mit »Holzsubstanz« identificirt. Ob die Verhältnisse so einfach sind, ist nach dem oben Angegebenen um so mehr erneuter Untersuchung bedürftig, als Haberlandt die an der noch im Gewebezusammenhang befindlichen Zelle vorhandene distincte, cellulosehaltige Schicht nicht scharf unterscheidet.

Wie Mohl gezeigt hat, sind die faserig verdickten Zellen bei Boswellia papyrifera der einzige derzeit bekannte Fall kieselhaltiger Korkmembranen.

Unabhängig von dem Grade und der Ausdehnung der Verkorkung ist die Farbe der Korkmembranen. Die total verkorkten der älteren Birkenrinde von Salix viminalis, aurita, caprea z. B. sind farblos, die von Q. Suber u. a. hell braungelb, die innenseitig verdickten von Platanus grünlich gelb; die von Salix alba, purpurea, fragilis gelb; im allgemeinen ist die Farbe der Membranen selbst immer sehr wenig intensiv und die lebhaft braune Farbe sehr vieler Korkmassen zumeist auf Rechnung des Zellinhalts zu setzen. Die verkieselten Wände der Boswellia sind, soweit dies zu entscheiden möglich ist, völlig farblos.

Die Verkorkung der Wände beginnt in den untersuchten Fällen unmittelbar nach Abscheidung der Korkzellen durch die Theilungen der Meristemschicht, und bevor die Korkzelle ihre definitive Grösse und Wanddicke erreicht hat. Bei den oben genannten Melastomaceen ist, nach Vöchting, sogar die Wand der noch theilungsfähigen Meristemzellen selbst verkorkt, wenn einmal die ersten Theilungen stattgefunden haben. Wo schwach oder nicht verkorkte Verdickungsmassen innerhalb einer total verkorkenden Aussenlamelle entstehen, treten jene nach Sanio später auf als die Verkorkung in letzterer.

Entsprechend ihrem noch stattfindenden activen Wachsthum ist die junge Korkzelle auch nach ihrer Differenzirung durch die Verkorkung von Protoplasma

1) Vgl. Schacht, Lehrb. I, 14.
2) Ueber Nachweisung v. Cellulose im Korkgewebe. Oesterr. bot. Zeitschr. 1874, Nr. 8.

(Zellkern) und Zellsaft erfüllt. Eine junge, schon sehr ausgebildete Korkschicht kann daher durchscheinend, ein mit solcher bedeckter Zweig (z. B. Tilia) noch lange für das blosse Auge grün bleiben in Folge des Durchscheinens des Chlorophylls im Rindenparenchym. In diesem selbständig lebenden Zustande können manche Korkzellen lange verharren, die von Sambucus nigra z. B. selbst unter Auftreten von Chlorophyll überwintern. Schliesslich und wohl allerlängstens nach Jahresfrist treten im Innern wesentliche Veränderungen auf. In dem einen Falle — vorwiegend bei den dünnwandigen und weitlichtigen Formen — Eintrocknen des Inhalts bis auf unscheinbare Reste, welche manchmal (Betula) als Körnchen der Wand anhaften; der Innenraum der Membranen wird von Luft erfüllt. In dem anderen Falle wird der Innenraum eingenommen von einer dichten, fast homogenen, mehr oder minder intensiv braun gefärbten Masse: ob diese den Raum völlig ausfüllt, wie Sanio angibt, oder neben Luftblasen, lasse ich dahingestellt. Dies der gewöhnliche Fall bei flachen, plattenförmigen Korkzellen, wie denen der Rinde von Fagus, Castanea, Tilia, Pirus etc.

Mit dem Auftreten der Luft ist das Absterben der Zelle eingetreten. Die lufterfüllten dünnwandigen Zellen und Korkmassen sind anderer, als rein passiver Veränderungen unfähig, der allmählichen Zerstörung verfallen, z. B. Quercus Suber, Ulmus, Betula etc. Auch für die mit brauner Inhaltsmasse erfüllten platten Zellen ist es wahrscheinlich, dass diese Masse abgestorbener Protoplasmakörper und Inhalt und dass durch ihr Auftreten der Tod der Zelle bezeichnet ist. Unzweifelhaft ist jedenfalls, dass bei den in die Dicke wachsenden Stämmen, Wurzeln etc. die in Rede stehenden Korkzellen zuletzt zerrissen werden und verwittern. Auf der anderen Seite sieht man aber diese platten Korkzellen, z. B. an den dafür genannten Bäumen, geraume Zeit hindurch in Richtung der Peripherie an Grösse zunehmen, allerdings auch mit Abnahme der radialen Durchmesser, aber ohne erhebliche Veränderung des Baues, speciell der Wanddicke. Erst später tritt Zerstörung und mit dieser das Schwinden der braunen Inhaltsmasse ein. Hiernach kann die Frage gestellt und weiterer Untersuchung empfohlen werden, ob die Grössenzunahme der betreffenden Zellen in einer rein passiven Dehnung ihren Grund hat oder mit einem wirklichen Wachsthum, einer Massenvermehrung wenigstens der Wände verbunden ist.

In den grössern Korkmassen mancher Pflanzen nehmen einzelne, den Korkzellen genetisch gleichwerthige Zellen die Eigenschaften kurzer Sklerenchymelemente an (vgl. § 29), in allen wesentlichen Punkten den sogenannten Steinzellen gleich. Beispiele hierfür liefert zumal die Korkeiche, wo solche Elemente einzeln an allen möglichen Orten, vorzugsweise aber in der Nähe der Lenticellen (Cap. XV) vorkommen und von schlechteren Korksorten den Technikern unliebsam bekannt sind. Gewaltige unregelmässig concentrische, mit mehrfachen Lagen dünnwandiger abwechselnde Zonen solcher steinharter und braunhäutiger Elemente zeichnen die Korkmassen älterer Knollenstöcke von Tamus elephantipes aus. [1])

Wie schon in Vorstehendem mehrfach angedeutet wurde, sind die succes-

1) Vgl. Mohl, Verm. Schr. 190. Bei den untersuchten alten Exemplaren sind die harten Schichten beträchtlich stärker als nach Mohl's Angaben bei jüngeren.

siven Schichten einer Korkmasse entweder durchweg aus annähernd gleichen Zellen gebildet oder es wechseln concentrische Zonen ungleicher Beschaffenheit mit einander ab.

In dem ersteren Falle befinden sich die meisten in der Regel aus mehr oder weniger abgeplatteten Zellen bestehenden Korklagen, welche als dünne Häute Wundflächen, Wurzeln, Rhizome, Baumrinde bedecken. Der zweite Fall betrifft theils ebensolche dünne Lagen, z. B. an den Zweigen von Philadelphus, wo immer eine Schicht stark radial gestreckter Zellen mit 1—2 Schichten platter abwechselt, anderntheils besonders stärkere Korkmassen, wie die von Tamus lephantipes und den Stämmen dicotyler Holzgewächse. Die mächtigen Kork-appen der Rinde von Boswellia papyrifera bestehen, wie angeführt, aus mehr-chichtigen Lagen platter Zellen, welche mit einschichtigen dünnwandiger, zart aserig verdickter und verkieselter abwechseln. Eine ähnliche Abwechselung e mehrschichtiger Lagen platter, stärker verdickter Zellen und weiter dünn-vandiger findet sich in dem weissen Korküberzug jüngerer Birkenstämme, den orkmassen auf den Stämmen von Quercus Suber, Acer campestre, Liquidam-ar etc. Nach Hartig[1]) und Sanio[2]) entspricht bei der Birke jede engzellige age, ähnlich resp. umgekehrt wie im Holzkörper (vgl. Cap. XV), der Innen-renze eines jährlichen Zuwachses.[3]) Auch bei Quercus Suber[4]) ist die Zahl er concentrischen Zonen übereinstimmend mit der angegebenen Zahl der Jahre, urch welche die Korkproduction an dem Baume gedauert hatte. Ob solche Be-ehungen zwischen Schichtung und Jahresproduction allgemeiner verbreitet nd, ist noch zu untersuchen.

Es ist einleuchtend, dass die Festigkeit, Zähigkeit einer Korkschicht, auch wenn man die physikalischen Eigenschaften der Korksubstanz überall gleich annimmt, nach der Form und Wandverdickung der Zellen verschieden sein muss. Thatsächlich findet man die platt-zelligen, dickwandigeren Lagen fest und zäh, der Ausdehnung der umschlossenen Theile sowohl wie den von aussen einwirkenden Zerstörungsursachen energisch widerstehend, die weitzelligen dickwandigen weich, durch die Ausdehnung der umschlossenen Theile leichter gesprengt, leichter von aussen her zerstörbar. Wechselnd weit- und plattzellige Massen, wie besonders die der Birken, der Boswellia papyrifera blättern im Alter durch Zerreissung der zarten weitzelligen Lagen auseinander.

Nach Mohl's Vorgang[5]) wird gewöhnlich die weitzellige weichere Form als Kork im engern Sinne von den zähen häutigen, Periderma genannten Korkmassen unterschieden. Da diese Unterscheidung nirgends streng durchführbar ist, soll sie hier ganz aufgegeben, mit dem Namen Kork (Suber) die beschriebene Gewebeart bezeichnet werden, mit dem Namen Periderma aber die im Cap. XV näher zu betrachtenden gesammten phellogenen Rindenproductionen, von welchen der Kork ein Theil ist.

Abschnitt 3.

Parenchym.

§ 25. Parenchym soll hier das gesammte innere, d. h. innerhalb der pidermis oder Korkschicht befindliche Zellengewebe heissen. Es ist begriff-

1) Forstl. Culturpfl. p. 306. 2) l. c. p. 83.
3) v. Merklin, Mél. biolog. de l' Acad. S. Pétersbg., bestreitet Hartig's Angaben.
4) C. de Candolle, in Mémoires de la Soc. de Physique de Génève, XVI, 1 (1861).
5) Verm. Schr. p. 212.

lich nicht, thatsächlich allerdings der Hauptmasse nach mit Sachs' Grundgewebe (p. 7) identisch.

Schon oben, S. 7, wurde hervorgehoben, dass für die hier getroffene Abgrenzung und Eintheilung die Zellenqualität der Gewebelemente, im Gegensatz zu solchen, welche dieselbe verloren haben, massgebend ist. Es wurde auch schon aufmerksam gemacht auf die Schwierigkeiten, welche eine überall gleichmässige Unterscheidung findet theils in der Unvollständigkeit der dermaligen Kenntnisse, theils in dem unzweifelhaften Vorkommen wirklicher Intermediärformen zwischen Zellen- und manchem ungleichnamigen Gewebe, zumal Sklerenchym. Diese Schwierigkeiten traten im 1. und 2. Abschnitt wenig hervor. Hier, bei den inneren Geweben sind sie zahlreich und ist von vornherein wiederholt darauf hinzuweisen, dass mit den zu treffenden Unterscheidungen bestimmte Haupttypen bezeichnet werden sollen, welche überall wiederkehren aber nirgends ganz scharf von einander gesondert sind. Bezüglich der Unterscheidung der Zellen von ungleichnamigen, aus der Metamorphose von Zellen hervorgehenden Gewebeelementen sei hier nochmals daran erinnert, dass erstere vor letzteren ausgezeichnet sind durch den bleibenden Protoplasmakörper, in welchem (immer?) auch der Zellkern bleibt oder zeitweise auftritt. Mit diesen anatomisch direct nachweisbaren Theilen verbleibt den Zellen die Fähigkeit des activen Wachsthums und der Theilung; sie kommt allerdings oft genug nicht zur Aeusserung, ist aber, bei den Processen secundären Zuwachses (vgl. Cap. XV) und besonders bei den durch Verwundung angeregten Erscheinungen der Korkbildung (§ 24), so allgemein zu beobachten, dass sie als sehr brauchbares Merkmal dienen kann. Das chlorophyllführende Parenchym eines Laubblattes z. B. zeigt nach völliger Entfaltung dieses normaler Weise keine Theilungen mehr; die kleinste Verwundung ruft solche sofort hervor. Bei sehr dickwandigen, sklerotischen Zellen ist die directe anatomische Nachweisung von Protoplasma und Zellkern schwierig und thatsächlich vielfach nicht vorhanden, ebenso wenig die der Theilungsfähigkeit. Dafür liegt eine andere zu beachtende Erscheinung vor, nämlich das periodische Auftreten und Verschwinden von Stärkekörnern in vielen Elementen, welche ihrer Wandbeschaffenheit nach zweifelhaft sein können. Sieht man ab von den Siebröhren (Cap. V) und gewissen Milchröhren (Cap. VI), bei welchen jedenfalls eigenartige, hier nicht zu erörternde Verhältnisse obwalten, so ist die Stärkebildung in allen sicher bekannten Fällen unmittelbar an einen activen Protoplasmakörper gebunden. In zweifelhaften Fällen ist dieselbe daher als ein Merkmal zu betrachten, welches das Vorhandensein eines solchen anzeigt, so lange nicht nachgewiesen ist, dass sie auch in protoplasmafreien, von Zellmembranen umschlossenen Räumen stattfinden kann. Reichlicher Stärkegehalt, und zumal periodischer Wechsel desselben wird daher zur Zeit als Kriterium der Zellqualität betrachtet werden müssen. Im XIV. Capitel wird hierauf nochmals zurückzukommen sein.

Von dem Bau der Parenchymzellen ist hier im Allgemeinen nichts hervorzuheben, was nicht in der als bekannt vorausgesetzten Lehre vom Bau der erwachsenen Pflanzenzelle enthalten wäre.

Ihre Gestalt ist, wie schon im § 1 angegeben wurde, äusserst mannichfaltig und als Hauptgestalten sind auch hier die isodiametrischen, kurzen Formen und die langgestreckten — Faserzellen, Faserparenchym (Prosen-

chym« — aus einander zu halten. Die weitere Unterscheidung von Gestaltungsformen, in welcher eine Zeit lang viel geleistet wurde[1]), hat heutzutage kaum noch historisches Interesse. Bestimmte Gestalten, welche für bestimmte Einzelfälle characteristisch sind, haben bei diesen Erwähnung zu finden.

Der specielleren Structur nach kann man, wie für das Zellengewebe überhaupt, nach der relativen Entwicklung der Membran einerseits und der Protoplasma- und Inhaltsmasse andrerseits — aber auch nur für extreme Fälle — unterscheiden zwischen dünnwandigem und dickwandigem Parenchym. Bei der Unterscheidung von Unterarten kommt zu den massgebenden speciellen Structurverhältnissen noch die Art der Verbindung der Zellen unter einander in Betracht.

Dünnwandige Parenchymzellen sind in den meisten Pflanzentheilen die Organe der Assimilationsprocesse und die Aufspeicherungsorte ihrer nächsten Producte, sie sind daher, neben der relativ dünnen Membran gewöhnlich ausgezeichnet durch den Gehalt an assimilirendem Chlorophyll und dem verbreitetsten directen Assimilationsproduct, Amylum. Nach dem Vorherrschen des einen oder des anderen dieser Theile kann man kurz von Chlorophyllparenchym, Amylumparenchym, in manchen anderen Fällen von fettführendem u. s. f. reden. Die chlorophyllführenden und reservestoffaufspeichernden Theile der Pflanze, also vor allem Laub, Stammrinde, Rhizome, sind die Orte des massenhaftesten Vorkommens dieser Zellen.

Im Gegensatz zu den durch die genannten geformten Theile des Protoplasmas und Inhalts ausgezeichneten finden sich andere dünnwandige Parenchymzellen, in welchen, innerhalb eines meist sehr zarten und schwach entwickelten Protoplasmasackes, alle festen und geformten Bestandtheile bis zu völligem Fehlen zurücktreten gegen wässerigen oder dünnen Schleim enthaltenden, fast die ganze Zelle erfüllenden Zellsaft. Man kann sie hiernach Saftparenchym nennen. Solches ist verbreitet, und neuerdings von Pfitzer[2]) als »Wassergewebe« ausführlich beschrieben worden in vielen dicken langlebigen Laubblättern, in welchen es unter der Epidermis gelegene (hypoderme), diese gleichsam verstärkende Schichten bildet, wie bei Pleurothallideen, Bromeliaceen, Ilex, Nerium u. a., oder als Mittelschicht des Blattes auftritt und von Chlorophyllparenchym umgeben ist, wie bei vielen succulenten Pflanzen, z. B. Aloë-, Mesembryanthemum-Arten, in den lederartigen Blättern von Callistemon-, Hakea-Arten u. s. w., worüber im IX. Capitel ausführlicher zu reden sein wird. Es tritt besonders massenhaft auf in chlorophyllfreien, Inulin oder Zucker reichlich enthaltenden Theilen, wie Knollen und Wurzeln von Compositen, Campanulaceen, Beta u. a. m. Die Zellen, von welchen hier die Rede ist, sind durch ihren fast völlig wasserhellen, flüssigen, theils wässerigen theils (Aloë-Arten) schleimigen Inhalt ausgezeichnet, dessen chemische Bestandtheile erst für einzelne Fälle, wie für die genannten Compositen und Beta, näher bekannt sind, daher für eine durchgreifende Unterscheidung zur Zeit nicht benützt werden können.

---

1) Hayne, in Flora, 1827, II, 601. Meyen, Phytotomie, p. 63. C. Morren, Bull. Acad. Bruxelles, Tom. V, No. 3. Vgl. Mohl, Veget. Zelle, p. 15.

2) Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 16.

Die Gestalten dünnwandiger Parenchymzellen sind wohl der Hauptmasse nach annähernd isodiametrische; doch kommen vielfach auch gestreckt-prismatische, spindelförmige und dergleichen vor, wofür z. B. bei den Gefässbündeln Beispiele zu beschreiben sein werden und wohin auch jene in vielen Blättern zur Oberfläche senkrecht gestellten Chlorophyllzellen gehören, welche das im IX. Capitel zu besprechende »Pallisadenparenchym« bilden.

Innerhalb der isodiametrischen Formen kommt jene grösste Mannichfaltigkeit der Gestalten vor, auf welche oben hingewiesen wurde. Dieselben sind nur in bestimmten Einzelfällen, z. B. bei hypodermem Saftparenchym, derart dass alle Zellen von ebenen Flächen und scharfen Kanten begrenzt werden und daher unter einander in lückenlosem Verbande stehen. Der Regel nach sind die Parenchymzellen mit mehr oder minder abgerundeter, oder ungleich ausgebuchteter Oberfläche versehen, oder die Ausbuchtungen selbst in längere Arme ausgezogen, sie stehen alsdann nur mit bestimmten, je nach der Specialform verschieden grossen Stücken ihrer Oberfläche in gegenseitiger Verbindung, dazwischen Intercellularräume frei lassend. Parenchymmassen, in welchen letztere (alsdann meist von Luft erfüllt) hochgradig entwickelt sind, werden als lacunöses oder, nach der Vergleichung mit einem Badeschwamm, Schwammparenchym unterschieden. Vgl. Cap. VII und IX.

Die Wände der hierher gehörenden Zellen sind in der Regel Cellulosemembranen mit gewöhnlicher einfacher Tüpfelung. Letztere findet sich wiederum der allgemeinen Regel entsprechend meist nur auf den mit anderen Zellen in Berührung stehenden Flächenstücken: wo daher die Zellen bei starker partieller Abrundung nur mit eng begrenzten Stücken ihrer Oberfläche, oder wo sie nur mit den Enden von Aussackungen aneinderstossen, liegen die Tüpfel an diesen Orten und nicht auf den übrigen Wandabschnitten. Dasselbe kann auch bezüglich der Berührungsflächen mit ungleichnamigen Gewebeelementen eintreten. An den mit gleichnamigen, durch die Enden schmaler Aussackungen zusammenstossenden z. B. liegt oft nur ein kleiner Tüpfel in jeder Aussackung; grössere circumscripte Berührungsflächen erscheinen als getüpfelte Felder auf der im übrigen glatten Wand (Fig. 46). Diese seit lange bekannte[1]), zumal in rundzelligem Chlorophyllparenchym succulenter Pflanzen häufige Erscheinung hat mit der der Siebplatten an den Siebröhren (Cap. V) Aehnlichkeit, ist aber mit Unrecht dieser nahe gestellt worden[2]), denn die characteristische Structur der Siebplatten fehlt den Paren-

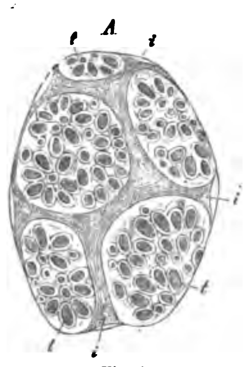


Fig. 46.

Fig. 46. Eine durch Maceration isolirte Parenchymzelle des Cotyledons von Phaseolus multiflorus; *ii* die Stellen der Haut, wo dieselbe an Intercellularräume angrenzt. *tt* die getüpfelten, an Nachbarzellen grenzenden Flächenstücke; die dünnsten Stellen der Tüpfel sind dunkel schraffirt (550). — Aus Sachs, Lehrb.

1) S. z. B. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, p. 245.

2) Areschoug, Bot. Ztg. 1870, p. 805, u. Acta Univ. Lund. Tom. IV. — Borzcow in Pringsh. Jahrb. T. VII.

chymzellen, wenn die getüpfelten Felder auch im Blattparenchym von Cycadeen, speciell Encephalartos, durch Braunfärbung in Chlorzinkjod und intensive Röthung in Anilinlösung von der übrigen Wand ausgezeichnet sind. [1])

Faserige partielle Wandverdickungen sind hie und da, z. B. in Form von Netz- und Spiralfasern in dem wasserführenden hypodermen Parenchym von Pleurothallideen-Blättern, in manchen Orchideenwurzeln, als Netzfasern in der Mittelschicht des Blattes von Sanseviera guineensis bekannt; als Längsfasern in dem Chlorophyllparenchym des Blattes von Cycas. [2]) In exquisiter Form treten sie auf in dem wohl am besten in die vorliegende Kategorie zu stellenden Parenchym der primären, rasch vergänglichen Wurzelrinde der meisten Coniferen, die Abietineen jedoch streng ausgenommen. [3]) Die Zellen der ausserhalb der Endodermscheide (§ 27) liegenden concentrischen Parenchymschichten sind hier bei manchen Formen alle fein netzfaserig (Phyllocladus, Podocarpus spec.) oder grob netz- und längsfaserig (Cupressus spec., Sequoja sempervirens) verdickt; bei Torreya nucifera ist diese Verdickung auf die 2—3 äussersten und die an die Endodermis grenzende innerste beschränkt. Bei den meisten untersuchten Formen, wie Taxus, Biota, Thuja, ist nur die letztere Schicht faserig verdickt und zwar hat in derselben, wie auch bei Torreya und Cupressus, jede radiale Wand in ihrer Mitte eine gerade, dicke, geschichtete, halbcylindrische Längsfaser, welche sich über die Querwände in die der anderseitigen Radialwand fortsetzt und überall genau auf eine gleiche der Nachbarzelle passt. Bei Thuja occidentalis ist diese Faser nach Reinke harzhaltig. Die so verdickte Zellschicht stellt eine ringsum geschlossene Scheide dar, mit Ausnahme von Frenela rhomboidea, wo sie nach Strasburger von den beiden Enden der Gefässreihe (Cap. VIII) eine Unterbrechung zeigt.

Als ein einigermassen nennenswerther Specialfall seien hier noch angeführt die dem Laubblatte der Cedrus- und Pinus-Arten [4]) und mancher Gramina [5]) eigenen tafelförmig-polyedrischen Chlorophyllzellen mit eng eingefalteten Wandstreifen und von diesen nach innen vorspringenden, breit leistenförmigen Wandverdickungen. Vgl. oben p. 37 und 82, Fig. 11 und 27. —

Auf der Aussenfläche vorspringende partielle Wandverdickungen hat Luerssen [6]) neuerdings nachgewiesen als eine für das Parenchym vieler Farne charakteristische Erscheinung. Sie finden sich im Chlorophyllparenchym des Blattes der untersuchten Marattiaceen und in dem Parenchym der Blattstiele derselben Pflanzen sowohl wie zahlreicher untersuchter Cyatheaceen, Polypodiaceen und von Todea barbara. Auch in den darauf untersuchten Stämmen kommen sie vor, z. B. bei Ophioglossum vulgatum, Polypodium-, Pteris-Arten, (Luerssen), Aspid. filix mas, Onoclea Struthiopteris, Cyathea arborea, Imrayana, Alsophila microphylla; bei Marattiaceen, z. B. M. Kaulfussii auch in der Wurzel-

---

1) Kraus, Cycadeenfiedern, l. c.
2) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 168.
3) v. Tieghem, Ann. Sc. nat. 5e Sér. XIII, 187. — Strasburger, Coniferen p. 346. — Reinke, Morpholog. Abhandl. p. 35.
4) Meyen, Physiologie, I, Taf. VI, 17. Hartig, Forstl. Culturpfl. Taf. 18. Thomas, in Pringsh. Jahrb. IV, p. 40. Vgl. auch Hofmeister, Pflanzenzelle, 169. —
5) Karelstschikoff, Bullet. soc. imp. de Moscou, 1868, No. 1.
6) Bot. Ztg. 1873, 641, Taf. VI. Sitzungsber. d. naturf. Ges. zu Leipzig, 1875, Nr. 7.

rinde. Dem Chlorophyllparenchym des Laubes scheinen sie bei den meisten Farnen zu fehlen. Die Vorsprünge der Aussenfläche kommen selbstverständlich nur an den Wandabschnitten vor, welche Intercellularräumen angrenzen, und zwar thatsächlich nur an lufthaltigen Intercellularräumen. Sie sind im Vergleich zur Dicke der übrigen Zellwand immer dünn, bei schwacher Entwicklung von der Form kleiner Knötchen, bei stärkerer Ausbildung feine fadenförmige, selten an den Enden keulig verdickte Stäbchen darstellend, die länger gestreckten nicht selten verzweigt. In relativ wenigen Fällen finden sie sich nur vereinzelt z. B. Rhizom von Ophioglossum, Blattstiel von Dicksonia antarctica. Meistens sind sie sehr zahlreich und dicht beisammen. Die gestreckten Stäbchen sind alsdann von den verschiedenen Seiten des Intercellularraums her nach allen Richtungen unregelmässig zwischen einander verschränkt zu einem in seinen Interstitien luftführenden, zarten Balkenwerk. Die einzelnen Bälkchen endigen theils frei, theils sind sie mittelst ihrer Verzweigungen verbunden oder gehen von einer Seite des Intercellularraumes zur gegenüberliegenden und sind auch dieser angewachsen. Ihrer stofflichen Beschaffenheit nach sind die in Rede stehenden Wandvorsprünge »schwach cuticularisirten Membranen« gleich oder ähnlich. Cellulosefärbungen sind an ihnen nicht zu beobachten, vielmehr verhalten sie sich sammt der sie verbindenden äussersten Membranschicht gegen Reagentien wie die Grenzlamellen an den Berührungsflächen der zugehörigen Zellen, werden durch Chlorzinkjod und durch Jod und Schwefelsäure gelb bis braun, durch Kochen mit Kalilösung zerstört. In wieweit man sie hiernach etwa als Theile einer inneren, d. h. die Luftgänge auskleidenden Cuticula bezeichnen darf, müssen fernere Untersuchungen entscheiden.

§ 26. Von dickwandigem Parenchym wird mit dem Namen Collenchym eine bestimmte Specialform unterschieden, welche zumal in Stengeln, Blattstielen und Blattrippen krautiger Dicotyledonen (z. B. Rheum-, Rumex-, Beta-, Chenopodium-Arten, Aegopodium, krautige Triebe von Sambucus, Labiaten, Solanaceen, Begonien, Nymphaea-Blattstiele u. s. w.[1]) und in den Blattstielen der Marattien[2]) unter oder nahe der Epidermis gelegene mehrschichtige Lagen bildet und in ihrer typischen Entwicklung durch Gestalt und Wandstructur ihrer — theilungsfähigen und chlorophyllführenden — Zellen ausgezeichnet ist. Die Zellen sind unter einander in lückenlosem Verbande; nur ausnahmsweise (Stengel von Silphium conjunctum und Verwandten) sind die Lagen der Länge nach von Intercellulargängen durchzogen. Die Gestalt der Zellen ist die langgestreckter, mehrseitiger Prismen mit horizontalen oder schräg zugeschärften Endflächen; beim Isoliren ist meist deutlich, dass sie aus gestreckten, an den Enden spitz zugeschärften Mutterzellen entstanden sind, welche sich durch dünnbleibende Querwände getheilt haben oder, wie die Sache anschaulich ausgedrückt werden kann, gekammert sind.[3]) Die Wände sind auf den Endflächen und längs der ganzen Mitte der mit gleichnamigen in Berührung stehenden Seitenflächen dünn, längs der Kanten aber mit starker Verdickung versehen, welche in das Lumen der Zelle bis zu dessen Abrun-

1) Vgl. Mohl, Vegetab. Zelle, p. 20. Bot. Ztg. 1844, p. 308. — Unger, Anat. u. Physiol. p. 148, — Sachs, Lehrb. p. 24. —

2) Russow, Vergl. Unters. p. 106.

3) Vgl. Kraus, Cycadeenfiedern, l. c. p. 810 (6).

lung oder noch tiefer einspringt, gegen den dünnen Mittelstreif der Wand hin usgekeilt oder scharf abgesetzt ist (Fig. 47). In dem Stengel der genannten ilphien erstreckt sich die Verdickung auch ber die den Intercellularräumen zugekehrten lächen. Die verdickten Wandtheile sind ngetüpfelt, zart geschichtet, mit sehr zarten renzschichten (»Intercellularsubstanz«), in asser stark quellbar, ohne jedoch gallertig u werden, bei Wasserentziehung sich nach llen Richtungen stark verkürzend (Messun-en fehlen). Im durchfeuchteten Zustande igen sie, bei durchfallendem Lichte, einen arakteristischen, bläulich weissen Glanz. ie werden durch Chlorzinkjod hellblau [1]; ach leichter Erwärmung mit Kali durch Jod-dkaliumlösung sofort intensiv blau (so bei mbucus, Rumex, Lamium album, Cacteen, ymphaea).

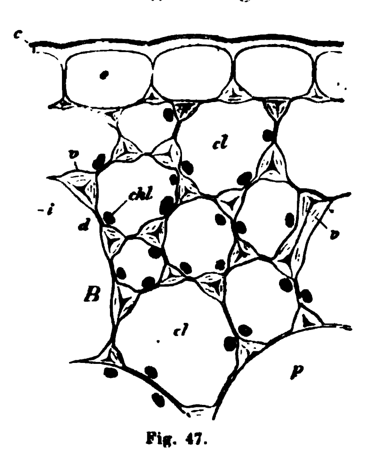


Fig. 47.

Die gleichen Orte, welche die durch die erwähnten Eigenschaften sehr ffallend ausgezeichneten Zellen bei vielen Pflanzen einnehmen, haben bei elen anderen solche Zelllagen inne, welche nach Gestalt und Bau ihrer Ele-ente von jenen mehr oder minder abweichen. Die Zellen des schon erwähnten llenchyms der Cacteenstämme z. B. [2]) sind von den als typisch beschriebenen rschieden durch ihre geringe Längsstreckung und die ringsum ziemlich eichmässig sehr stark verdickten und grob getüpfelten Wände. Andere Ein-lformen nähern sich mehr den dünnwandigen oder den sklerotischen Paren-ymformen, ohne dass eine scharfe Abgrenzung durchführbar wäre. Wie weit an die Bezeichnung Collenchym ausdehnen will, ist daher vielfach Geschmacks-che. Sie wird für die hier als typisch beschriebene Gewebeform jetzt all-mein angewendet, nachdem sie ursprünglich von Link [3]) für die Pollenmutter-llen mit ihren gallertigen Membranen vorgeschlagen und dann von Schleiden, erst halb scherzweise, zunächst auf die vorhin erwähnten Collenchymzellen r Cacteen übertragen worden war.

Von dem Collenchym sind die dickwandigen Parenchymformen zu unter-heiden, deren Membranen mehr oder minder verholzt, und hierdurch hart, lerotisch geworden sind. Für Gewebe dieser Art sind als die typischsten präsentanten anzuführen die derbwandigen, periodisch Amylum aufspeichern-n, und bei Verwundungen resp. Vernarbungen vielfach als theilungsfähig h erweisenden Zellen des secundären Holzes dicotyledoner Bäume, auf welche

Fig. 47. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epider-zellen sind auf der äusseren Wand gleichmässig verdickt, wo sie an das Collenchym an-sen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; Chlorophyllkörner, *p* dünnwandige Parenchymzelle (550). — Aus Sachs, Lehrb.

[1] Schacht, Lehrb. p. 195.
[2] Vgl. Unger, Grundzüge, p. 23. Schleiden, Anatomie d. Cacteen, p. 14.
[3] Grundlehren d. Kräuterkunde. II, 199.

in XIV. Capitel näher einzugehen sein wird. An anderen als dem soeben be-zeichneten Orte sind sklerotische Zellen in festen, harten Pflanzentheilen all-verbreitet, nebst Collenchym und Sklerenchym die Festigungsapparate derselben bildend und durch die mannichfaltigsten Uebergangsformen mit beiden ver-bunden. Allgemeine specifische Eigenthümlichkeiten sind von ihnen dem schon Gesagten nicht hinzuzufügen, bemerkenswerthe Einzelfälle werden daher zu-meist in den von der Gewebevertheilung handelnden Capiteln Erwähnung finden. Hier sei von diesen nur eine Reihe als besonders instructiv und für scharfe Gewebeklassification schwierig kurz hervorgehoben, nämlich die der sklerotischen Zellen bei den Farngewächsen. Bei der grossen Mehrzahl dieser Pflanzen finden sich in Stamm, Wurzeln und Laub dickwandige Elemente, theils vereinzelt, meist jedoch in engem, oft lückenlosem Verbande mit einander zu ein- bis vielschichtigen Lagen oder Strängen vereinigt, welche nahe der Epidermis liegen oder die Gefässbündel begleiten oder umscheiden. Im Petiolus der Marattien haben sie die Eigenschaften des Collenchyms, wie oben ange-geben wurde; auch manche, später anzuführende Gefässbündelscheiden schliessen sich ihrem Bau nach zunächst an dieses an. In bei weitem der Mehr-zahl der Fälle (vgl. Fig. 48) dagegen sind die ringsum gleich oder einseitig un-gleich verdickten, getüpfelten Wände in hohem Grade »verholzt«, selten dabei ganz oder fast farblos (z. B. Lycopodium-Stengel meist dunkel braun gefärbt. Ueber die chemisch Beschaffenheit der so charakteristischen braunen Substanzen ist nichts Genaueres bekannt. Di sklerotischen Gewebeelemente sind im allgemeine von gestreckt-prismatischer Form, entweder m wenig schrägen oder mit spitz spindeligen Enden in letzterem Falle also Faserzellen oder Fasern Ihrer Inhaltsbeschaffenheit nach müssen dieselben nach den oben dargelegten Grundsätzen, zum gross Theile der Kategorie der Zellengewebe zugerech net werden, denn die meisten, selbst gewalti dickwandigen Elemente der dunkelbraunen Schich ten und Stränge in den Farnen sind dicht erfü von Stärkekörnern, welche (wie an Rhizomen v Osmunda regalis beobachtet wurde) mit dem h hern Alter successive verschwinden. Theilung fähigkeit dieser Zellen konnte allerdings nicht constatirt werden. Andrerse kommen neben diesen sklerotischen Zellen, und oft durch ganz allmählic Uebergänge mit ihnen verbunden, fast bis zum Verschwinden des Lumens ve dickte, von Zellinhalt nur mehr Spuren zeigende Elemente vor, welche f sich betrachtet, den specifischen Sklerenchymfasern zuzurechnen sind; so z. in der braunen Sklerenchymscheide des Stämmchens von Marsilia salvatrix.

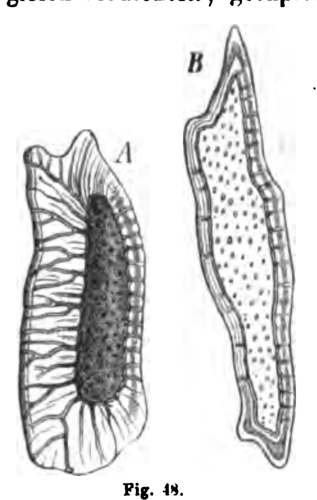


Fig. 48.

Fig. 48. Zwei sklerotische braune Zellen aus der hypodermen Schicht des Rhizom- Pteris aquilina, durch chlorsaures Kali und Salpetersäure isolirt. A einseitig stärker verd und mit verzweigten Tüpfelkanälen (550). B weniger dickwandig, von der Wand der op Längsschnitt und die hinten gelegene (getüpfelte) Fläche gezeichnet. Aus Sachs, Lehrb

§ 27. Der von Oudemans[1]) für einen besonderen Fall vorgeschlagene Name Endodermis soll hier allgemein jene eigenartigen Grenzschichten bezeichnen, welchen Caspary[2]) den Namen Schutzscheide gegeben hat. Sie gehören in die Kategorie der Zellengewebe auf Grund ihrer Inhaltsbeschaffenheit und der z. B. bei Dicotyledonen-Wurzeln vielfach zu beobachtenden Fähigkeit des selbständigen Wachsthums und der Theilung.

Die Endodermis ist jedesmal eine aus einer einfachen Zellenlage bestehende Scheide. Sie liegt, wie hier gleich hervorzuheben ist, in der Regel an der Grenze von Parenchymmassen und ungleichnamigen Gewebesystemen, zumal Gefässbündeln, und ist alsdann sowohl ihrer Entwicklung als ihren fertigen Eigenschaften nach als die dem ungleichnamigen Theil angrenzende Schicht der Parenchymmasse zu erkennen. In den Wurzeln mit axilem Gefässstrang wird dieser immer von ihr eingeschlossen. Dasselbe ist der Fall bei Stengeln mit axilem Gefässstrang, wie Hippuris, Callitriche, Ceratophyllum, Utricularia, Elodea, Potamogeton spec., Corallorrhiza u. a. (vgl. Cap. VIII), oder eng zusammengedrängtem axilem Strangsystem (Potamogeton spec., Hydrocotyle vulgaris etc.). Auch in Phanerogamenstengeln mit stark entwickeltem gefässbündelführendem Cylinder wird dieser vielfach durch eine Endodermschicht von der umgebenden Parenchymmasse abgegrenzt; z. B. Tagetes patula und andere Compositen[3]), Cobaea scandens, Primulaceen, wie Primula sinensis[4]), Lobelia syphilitica, Rhizome von Scitamineen, Cyperaceen (z. B. Carex hirta), Acorus gramineus.

Das Gleiche findet sich bei bestimmten Equiseten. Andrerseits wird aber in vielen Fällen nicht der gesammte Gefässbündelkörper, sondern jedes einzelne Gefässbündel von einer Endodermis rings umscheidet, sowohl im Stamm und Blatte fast aller Farne und mancher Equisetumarten, als auch in Blattstielen und Blättern (Adoxa moschatellina, Menyanthes trifoliata, Primula-Arten) und in manchen Stämmen phanerogamer Pflanzen, wie Nuphar, Brasenia peltata, Hydrocleis Humboldtii, Primula auricula, Menyanthes. Selten kommt Endodermis auch an anderen als den genannten Orten vor: so im Parenchym des Stammes von manchen Equiseten; und in vielen Luftwurzeln, zumal der epiphyten Orchideen, ist die parenchymatische Rinde sowohl gegen das Gefässbündel als gegen ihre tracheale Hülle durch eine Endodermis abgegrenzt.

Als besonders lehrreich für die auch bei nächstverwandten Pflanzen wechselnde Anordnung der Endodermis seien die Verhältnisse bei den Equisetum-Arten nach Pfitzer[5]) schon hier näher angegeben. In der parenchymatischen Grundmasse des Internodium steht ein den Stengelkanten gleichzähliger Ring von Gefässbündeln. Vgl. Cap. VIII. In den Laubstengeln geht bei E. limosum, E. littorale eine Endodermschicht rings um jedes einzelne Bündel. Bei E. arvense, Telmateja, silvaticum, pratense, palustre (vgl. unten, Cap. VIII), scirpoides fehlt diese Scheide dem einzelnen Bündel, geht dagegen aussen um den ganzen Ring, zwischen zwei Bündeln nach innen einspringend. Zu dieser äusseren Gesammtscheide kommt bei E. hiemale, trachyodon, ramosissimum, variegatum eine ihr ähnliche innere, d. h. vor der ganzen Innenseite des Bündelrings verlaufende. In den Rhizomen

1) Ueber den Sitz der Epidermis bei den Luftwurzeln der Orchideen. Abhandl. d. Acad. Amsterdam. Math. phys. Klasse IX (1861).
2) Pringsheim's Jahrb. I, 441, ibid. IV, p. 101.
3) van Tieghem, Ann. Sc. nat. T. XVI, p. 118.
4) v. Kamienski, Vergleichende Anatomie der Primeln, l. c.
5) Ueber d. Schutzscheide der deutschen Equiseten. Pringsh. Jahrb. VI.

finden sich im allgemeinen dieselben Erscheinungen wie im Laubstamm; bei einer Species kann sich aber, wie Pfitzer näher beschreibt, Rhizom und Laubstamm gleich oder ungleich verhalten. An den Uebergangsstellen zwischen Rhizom und Laubstengeln endlich fand Pfitzer bei E. hiemale öfters kleine, im Querschnitt 1—3 Zellen starke Parenchymstränge, welche zwischen zwei Gefässbündeln lagen, von einer Endodermschicht umschlossen, letztere entweder als Aussackungen von der Gesammtscheide entspringend oder ohne Zusammenhang mit einer solchen.

Die Zellen der Endodermis (s. Fig. 49 und 50) sind von ohngefähr vierseitig-prismatischer Gestalt, sehr oft in, auf den umschlossenen Theil bezogen, tangentialer Richtung abgeplattet, mehr oder minder lang gestreckt, mit horizontalen oder schrägen Endflächen, und stehen mit ihren radialen Seitenflächen unter einander in lückenloser Verbindung. Ihre Membran ist beim Beginn der Gewebedifferenzirung immer und oft zeitlebens zart, aussen und innen glatt

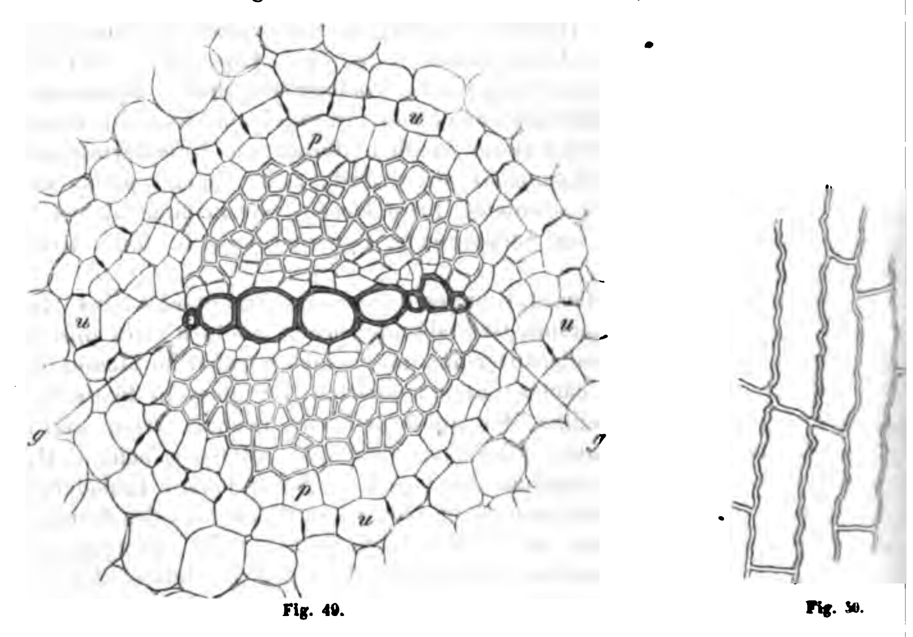


Fig. 49. Fig. 50.

selten zart getüpfelt, jene Radialwände aber durch eine fein- und meist unregelmässig wellige Querfaltung ausgezeichnet, welche sich über die Endfläche von einer zur andern fortsetzt. Und zwar erstreckt sich die Wellung je nach dem Einzelfall entweder über die ganze Fläche oder nur über einen bandartigen Längsstreifen derselben.

Die Wand der Zellen zeichnet sich ferner aus durch frühzeitige, d. h. mit der ersten Gewebedifferenzirung eintretende Verkorkung, und zwar betrifft diese immer die undulirten Wandtheile und kann sich ausserdem, je nach dem Einzelfalle, in verschiedener Ausdehnung über andere oder alle Wandflächen

Fig. 49. Ranunculus fluitans. Querschnitt durch das Gefässbündel einer starken alten Adventivwurzel (225). *u* Endodermis. *p* Pericambium. *g* äussere primordiale Gefässe des diarchen einreihigen Gefässtheils *g—g*. Zwischen *g—g* und *p* der Siebtheil.

Fig. 50 (375). Ein Stück der Endodermis im tangentialen Längsschnitt.

erstrecken. Letzteres findet z. B. bei der Mehrzahl der Farne statt; für die Localisirung des Verkorkens auf den undulirten Streifen in der Mitte der radialen (Cellulose-) Wände liefert die Wurzel von Botrychium Lunaria ein gutes Beispiel. In der Wurzel von Ranunculus Ficaria fand Caspary die meisten Zellen wenigstens vorwiegend auf den undulirten Wänden, einzelne, von nicht näher bestimmbarer Stellung, dagegen ringsum gleichmässig verkorkt. Verkorkt mag die in Rede stehende Wand darum genannt werden, weil sie sich gegen Reagentien wie total verkorkte Membranlamellen der Korkzellen oder wie die Cuticula verhält (vgl. p. 79 und 117). Sie bleibt nach Einwirkung concentrirter Schwefelsäure allein zurück, wenn die Säure die umgebenden Cellulosehäute zerstört hat. Genauere Untersuchungen ihrer chemischen Verhältnisse fehlen allerdings. Auch die eigenthümliche Lichtbrechung der Korkzellwände kommt den hier in Rede stehenden zu, die dunkeln, schwarzen Contouren bei Betrachtung in durchfallendem Lichte. Theils in diesem Umstande, theils in den über einander liegenden Wellenfalten in nicht sehr dünnen Präparaten liegt die Ursache der vielbeschriebenen Erscheinung, dass die undulirten Streifen der Radialwände auf Querschnitten als dunkele Punkte oder Striche erscheinen. Eine andere, wiederum an die Cuticula erinnernde Eigenthümlichkeit scheint die zu sein, dass in Schwefelsäure und in Kalilösung die verkorkten Wandtheile in Richtung ihrer Fläche quellen. Die Undulationen scheinen nach Einwirkung jener Reagentien höher zu werden; ob dies jedoch in der That der Fall, oder ob sie nur deutlicher zur Beobachtung kommen, ist noch zu untersuchen.

Gleich vielen Korkzellen bleiben die der Endodermis in zahlreichen Fällen, z. B. bei fast allen Farnen, zeitlebens dünnwandig, die Wand entweder total verkorkt oder, was noch ausgedehnter zu untersuchen, mit zarter Cellulose-Innenschicht. Andrerseits tritt aber auch hier nicht selten eine der ursprünglichen Membran innen aufgelagerte starke Verdickung auf; so besonders bei Monocotyledonen-Wurzeln, den Stengeln von Potamogeton (bei manchen Arten, wie P. crispus, densus, gramineus findet keine stärkere Verdickung statt), Cyperaceen-Rhizomen, z. B. Carex hirta, ausnahmsweise auch bei Dicotyledonen-Wurzeln (Primula Auricula) vgl. Fig. 51. Bei vielen Monocotyledonen-Rhizomen, z. B. Carices finden sich in der Region, welche die Endo-

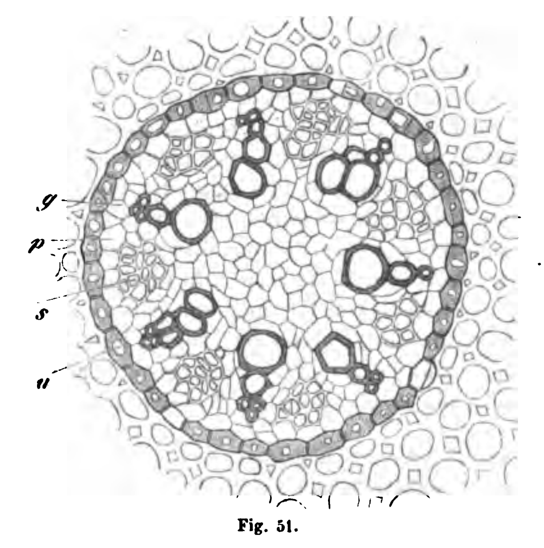


Fig. 51.

Fig. 51. Primula Auricula (225). Querschnitt durch das heptarche Gefässbündel einer Adventivwurzel und seine Umgebung. *p* Pericambium. *g* die äussern Primordialgefässe der Gefässstrahlen, welche mit eben so viel Siebgruppen *s* alterniren und von diesen durch zart-

dermis bei Verwandten einnimmt, im erwachsenen Zustande mehrere dickwandig-sklerotische Schichten, von welchen noch zu untersuchen ist, in wie weit sie Endoderm sind.

Die Verdickungsmassen sind in der Regel mehr oder minder sklerotisch — verholzt oder verkorkt — nur bei Pr. Auricula knorpelig-gelatinöse Cellulose. Sie gehen relativ selten annähernd gleichdick rings um die ganze Zelle. (Wurzel von Pr. Auricula, von vielen epiphyten Orchideen, Stengel von Potamogeton pusillus), meist einseitig, und zwar auf der Innenseite stärker als auf der Aussenseite verdickt: Wurzeln von Carex-, Cyperus-, Scirpus-Arten, Phragmites communis, Triticum repens, Asparagus, Smilax-Arten (die sogenannte Kernscheide der Sarsaparillwurzeln), Dracaeneen, Palmen[1]), bei den oben genannten Cyperaceen-Rhizomen, den Stengeln von Potamogeton pectinatus, lucens, natans, praelongus[2]); vgl. unten, Cap VIII. — Die Verdickungsmassen sind geschichtet und getüpfelt, nur bei den untersuchten Dracaeneen ungetüpfelt (Caspary). Die Wellung ist auf den verdickten Wänden nicht vorhanden, sie tritt jedoch an den ursprünglichen Radialwänden wieder hervor, wenn es gelingt, diese durch Zerstörung der aufgelagerten Verdickungsmasse, z. B. mittelst Schwefelsäure, freizulegen. Meistens erstreckt sich die Verdickung und Sklerose auf sämmtliche Zellen annähernd gleichmässig, doch finden sich manchmal dünnwandige Zellen zwischen den anderen. Ganz vereinzelt findet man sie z. B. öfters bei der Aurikelwurzel (Fig. 51), zahlreich, aber wenig regelmässig mit den dickwandigen abwechselnd, in der Wurzel von Strelitzia ovata. In der Gefässbündelscheide der Luftwurzeln epiphyter Orchideen aber bleiben 1—2 longitudinale Zellreihen vor jeder Gefässgruppe mit unverdickter und durch Jod und Schwefelsäure blau werdender Membran versehen; sie werden in ihrem Längsverlauf hie und da durch verdickte Zellen unterbrochen.[3])

Die Elemente der Endodermis sind in allen genauer untersuchten Fällen Zellen im strengen Sinne des Wortes, mit Protoplasmakörper, bei Equisetum nach Pfitzer, selbst Chlorophyll führend, im übrigen, gleich den Parenchymzellen überhaupt, von sehr mannichfaltiger Inhaltsbeschaffenheit; manche an geformten Inhaltstheilen arm oder fast leer, sehr viele reich, und selbst im Vergleich zu dem umgebenden Parenchym vorzugsweise reich an Stärkekörnern. Auch bei stark verdickten und sklerotischen kommt oft reichlicher Stärkegehalt vor, wie in den Wurzeln von Cladium Mariscus, Carex arenaria nach Caspary, dem Stengel von Potamogeton natans u. s. f. In einzelnen Fällen, nämlich in Wurzeln von Ficaria und Victoria regia und in Equisetum-Stengeln fanden Caspary und Pfitzer den Protoplasmakörper der Zellen gebräunt und zu einem zwischen den undulirten Wänden ausgespannten Bande zusammengezogen.

wandiges Parenchym getrennt sind; *u* Endodermis, aussen von derselben ziemlich dickwandiges Rindenparenchym mit im Querschnitt viereckigen Intercellularräumen.

---

1) Caspary, l. c. p. 108. — Schleiden, Archiv d. Pharmac. 1847. — Berg, Atlas d. pharm. Waarenkunde, Taf. III, IV. — Mohl, Palm. structura. — Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, Taf. III, Fig. 2.

2) Caspary, Pringsh. Jahrb. I, 448.

3) Leitgeb, Wiener Acad. Denkschr., Bd. 24, p. 207.

Wie schon Eingangs angedeutet wurde, ist die Zellschicht, welche bei den Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen, Aroideen, von Chlorophytum, Hoya carnosa, die parenchymatische Rinde von der sie umgebenden luftführenden Hülle abgrenzt, ein Specialfall der Endodermis. Sie stimmt mit den »Schutzscheiden« in allen wesentlichen Punkten überein und ist nur durch die eine Besonderheit allgemein ausgezeichnet, dass in jeder der Längsreihen, welche ihre Zellen bilden, langgestreckt-prismatische Elemente mit kurzen rundlichen oder ovalen regelmässig abwechseln. Sämmtliche Zellen haben meist dünne und alsdann (nach Leitgeb immer) auf den Radialflächen undulirte Wände mit, soweit meine Untersuchung reicht, ringsumgehender verkorkender Aussen- und zarter Cellulose-Innenschicht. Bei manchen Arten sind die langen Zellen jedoch stark verdickt und sklerotisch, am stärksten und ohne Tüpfelung bei Oberonia myriantha (Leitgeb. l. c.). Die kurzen sind immer zartwandig. Die langen Zellen führen vorwiegend wässerigen Zellsaft, die kurzen sind durch relativ reichliches, körniges Protoplasma und grossen Zellkern ausgezeichnet. Ueber den Bau in Rede stehender Wurzeln vgl. § 56.

Capitel II.

Sklerenchym.

§ 28. Der von Mettenius[1]) eingeführte Name Sklerenchym soll hier diejenigen Gewebeelemente bezeichnen, welche ihre Wände nicht nur auf Kosten des Lumens verdickt, sondern hierbei auch die Zellenqualität verloren haben. Sie sind sammt den sklerotischen Zellen der vorhergehenden Paragraphen Festigungsapparate. Während aber jene ihrer Inhaltsbeschaffenheit nach noch bei den Assimilations- und Ernährungsprocessen activ betheiligt sind, gehen den in Rede stehenden die hierauf deutenden Eigenschaften ab, sie erscheinen (nebst etwaiger Betheiligung an der Wasserleitung) wesentlich nur als Festigungsapparate, als specifisch mechanische Elemente, um mit Schwendener zu reden.

Auf die praktischen Schwierigkeiten der Unterscheidung von den sklerotischen Zellen soll hier nicht mehr zurückgekommen werden. Vgl. p. 122 und Capitel X.

Die allgemeinen Eigenschaften der Sklerenchymelemente bestehen darin, dass mit starker Wandverdickung und Verholzung der Protoplasmakörper und Zellkern schwinden und von diesen und den geformten Producten ihrer Thätigkeit nebst wässeriger Flüssigkeit nur Reste zurückbleiben, theils in Form geschrumpfter, oft braun gefärbter Massen, theils als nicht näher bestimmte körnige Inhaltsmasse; manchmal in Form ziemlich reichlicher, anscheinend nicht weiter verwendeter feinkörniger Stärke, wie z. B. in dem Faserring der Aussenwände von Aristolochia Sipho; oder in Form von Kalkoxalatkrystallen, wie in manchen unten zu beschreibenden Decktäfelchen von Fasersträngen und

1) Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch. IX, p. 482.

den Rhaphiden führenden Fasern der Wurzelrinde von Chamaedorea elegans. Nach Schwendener[1]) wird ein Theil des flüssigen Inhalts bei den typischen Sklerenchymfasern durch Luft ersetzt, sie führen im normalen Zustand immer etwas Luft. Die Wandstructur ist im allgemeinen die von stark verdickten Zellmembranen, mit den bei diesen vorkommenden mannichfachen und bei den Einzelformen näher zu beschreibenden Modificationen.

Nach der Gestalt und bestimmten mit dieser meist wechselnden Structurverhältnissen können zwei Hauptformen der Sklerenchymelemente unterschieden, übrigens nicht in allen Fällen scharf von einander gesondert werden, nämlich 1) kurze Sklerenchymelemente und 2) langgestreckte oder Sklerenchymfasern.

§ 29. Kurze Sklerenchymelemente mögen die gesammten, theils isodiametrischen, theils mässig gestreckten, nicht mit spitzig verjüngten Enden versehenen Formen heissen. Hierher gehören:

a) Die zunächst nach den aus ihnen bestehenden steinharten Körperchen im Fruchtfleische und Stiele vieler Birnen benannten Steinelemente, »Steinzellen« der Pharmacognosten, annähernd isodiametrische, seltner stabförmig gestreckte (»Stabzellen«) Zellenderivate mit vielschichtiger, sehr stark verdickter und zu steinharter Consistenz verholzter Membran, welche von zahlreichen, meist verästelten, im Querschnitt runden Tüpfelkanälen reichlich durchsetzt wird (Fig. 52). Der meist verschwindend enge Innenraum wird von wässeriger Flüssigkeit mit spärlichen Körnchen, manchmal von einer rothbraunen, anscheinend formlosen Masse eingenommen. Steinelemente dieser Art sind unter den Dicotyledonen zumal in saftigen, fleischigen Theilen, sehr verbreitet, in dem saftigen Parenchym theils vereinzelt, meist jedoch unter einander in lückenlosem Verbande circumscripte Gruppen oder Nester bildend, deren an das zartwandige Gewebe grenzenden Elemente durch an dieser Grenze einseitig schwächere Wandverdickung in dasselbe übergehen können. Den sogenannten fetten, succulenten Pflanzen, wie Crassulaceen, Cacteen u. a. fehlen jedoch die Steinbildungen allgemein. Exquisite Beispiele liefert der fleischige Körper von Helosideen, Lophophytum, Langsdorffia[2]), fleischige Wurzelknollen, z. B. Paeonia, Dahlia (Sachs); Rhizome, z. B. Dentaria pinnata, das Mark von Hoya carnosa[3]), Medinilla spec.[4]) und vor allem die Rinde dicotyledoner Gehölze, in welcher sie vorwiegend aus nachträglicher Sklerose von Parenchymzellen hervorgehen, wie im XV. Capitel näher zu beschreiben sein wird.

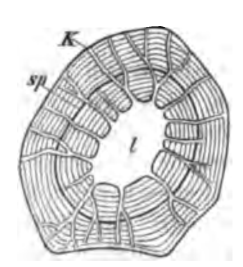


Fig. 52.

Fig. 52. Querschnitt eines kurzen Sklerenchym- (Stein-) Elements aus der Wurzelknolle von Dahlia variabilis. *l* Lumen, *k* Tüpfelkanäle. *sp* Spalt, durch welchen ein inneres Schichtensystem abgesondert wird (800). Aus Sachs, Lehrb.

1) Das mechanische Princip etc. p. 110.

2) Hooker, Transact. Linn. soc. vol. XXII. — Graf Solms-Laubach, in Pringsheim's Jahrb. VI, 530. Eichler, Balanophoreae Brasilienses Tab. II.

3) Mohl, Ranken- u. Schlingpflanzen, p. 89. Id., Poren d. Pflanzenzellgewebes, p. 32 —

4) A. Gris, Ann. sc. nat. 5. Sér. XIV, p. 50.

Uebergangsformen zu den Sklerenchymfasern stellen die stabförmigen Steinelemente mancher Rinden, die kurzen, spitzen Fasern der Cinchoneen, die kurz- und spitzästigen Steinelemente der Tannen- und Lärchenrinde u. a. dar.

In Monocotyledonen sind hierher gehörige Elemente selten; doch müssen zu denselben gezählt werden die mehrschichtigen dichten Lagen unter der Epidermis von Palmenstämmen[1]) und die mit grossen Tüpfeln versehenen weitlumigen Elemente, welche in der Wurzelrinde mancher Aroideen, z. B. Tornelia fragrans, 3—4 Zellschichten ausserhalb der Endodermscheide des Gefässbündels, bei Rhaphidophora angustifolia[2]) auch in der Innenrinde des Stammes eine 1—2schichtige Ringlage bilden.

Den Kryptogamen fehlen die typischen Steinelemente.

b. Eine zweite Form des kurzen Sklerenchyms sind die eigenthümlichen Deckplättchen, welche zuerst Mettenius[3]) unter dem Namen Deckzellen, Stegmata, bei Trichomanes-Arten unterschied und welche, wie spätere Untersuchungen Rosanoffs[4]) zeigen, auch bei Monocotyledonen nicht selten vorkommen. Sie treten immer auf an der Aussenfläche von sklerenchymatischen oder sklerotischen (eigenläufigen oder Gefässbündel begleitenden) Fasersträngen und liegen diesen an in Längsreihen, welche schon an der Anordnung der Elemente eine Entstehung aus Quertheilung spindelförmiger Zellen erkennen lassen. Die einzelnen Elemente sind klein und haben die Gestalt platter oder (bei Monocotylen) planconvexer, mit der flachen Seite alsdann dem Faserstrang anliegender, meist rechteckiger Täfelchen. Ihrem Bau nach sind sie durch nach verschiedenen Seiten ungleiche Verdickung, meist auch partielle Verkieselung ihrer Wände ausgezeichnet, im Einzelnen nach Species oder Systemgruppen höchst mannichfaltig verschieden. Bei den Trichomanes-Arten ist die Wand einseitig — und zwar auf der dem Faserstrang anliegenden innern Fläche stark verdickt. Die Verdickung ist auf dieser Fläche bei wenigen Arten gleichmässig; nicht minder selten so, dass sie ringförmig die Peripherie der Innenwand einnimmt. Meistens ragt von der Mitte dieser in den Innenraum ein polsterförmiger, mitten ausgehöhlter Vorsprung, oder symmetrisch neben der Mitte stehende kammartige Leisten. Die mannichfachen Einzelformen dieser Vorsprünge vgl. l. c. Jene ins Innere ragenden Vorsprünge und ihre nächste Umgebung sind durch granulöses Ansehen und starke Verkieselung von der übrigen, Cellulosereaction zeigenden Wand ausgezeichnet.

Aehnliche Deckplatten, vielleicht eher den Krystallbehältern zuzurechnen, je eine Druse von Kalkoxalat enthaltend, kommen nach einer kurzen Angabe Mettenius' bei einigen Cyatheaceen vor.

Die Faserstränge in den Stengeln, Blättern und Wurzeln von Orchideen (Pholidota, Stanhopea u. a.[5])), Palmen (Chamaerops, Phoenix, Caryota u. a.), von Maranta compressa, Arundinaria spathiflora haben auf ihrer Aussenseite unterbrochene Längsreihen planconvexer Stegmata. Die convexe äussere Wand

---

1) Mohl, Palmarum structura, pag. VI, Tab. A, C. Verm. Schriften p. 126. — Bot. Ztg. 1871, Taf. II. —

2) van Tieghem, Struct. des Aroidées l. c.

3) Hymenophylleen, l. c. 418.

4) Bot. Ztg. 1871, p. 749.

5) Vgl. Link, Bot. Ztg. 1849, 750.

dieser ist schwach, die innere zu einem das Lumen fast ausfüllenden, halbkugeligen, höckerigen Körper verdickt, welcher zum grössten Theil aus Siliciumverbindungen besteht. Manchmal sind 2—3 solcher verkieselter Körper statt des einen vorhanden. (Aehnliche verkieselte Körper fand Rosanoff auch in Chlorophyll und Stärke führenden Zellen auf den Fasersträngen im Blattrande von Galipea macrophylla aus der Diosmeen-Familie.) Die Faserstränge in der Blattlamina von Scitamineen (Maranta-, Heliconia spec., Thalia) zeigen kleine Stegmata, deren Baü von dem soeben beschriebenen verschieden zu sein scheint und noch zu untersuchen ist.

§ 30. Sklerenchymfasern, von langspindeliger Gesammtgestalt und mit spitzen Enden, einfach oder verzweigt, bilden die zumal bei Phanerogamen allverbreitete Form des festigenden Gewebes, theils in lückenloser seitlicher Verbindung und mit verschränkten Enden zu Strängen und Scheiden vereinigt, theils einzeln ungleichnamigem Gewebe eingesetzt.

Nach einem Orte ihres besonders häufigen Vorkommens bei Dicotyledonen führen die in Rede stehenden Fasern vielfach auch den Namen Bastfasern, Bastzellen, und an diese Benennung anknüpfend, hat Sanio die im secundären Holze vorkommenden, zum Theil ebenfalls hierher gehörigen Elemente bastfaserähnliche, Libriform-Fasern genannt. Vgl. Cap. XIV. P. Moldenhawer[1] nennt sie fibröse Röhren.

Der Name Bast, Liber, wird gegenwärtig für zwei gänzlich verschiedene Dinge angewendet. Ursprünglich nämlich, als topographisch anatomische Bezeichnung, für eine bestimmte Region der Rinde des Dicotylenstammes, welche allerdings eben so sehr wie durch ihre Stellung durch bestimmte in ihr vorkommende Gewebearten characterisirt ist. Vgl Cap. XV. Unter diesen Gewebearten sind Sklerenchymfasern zwar nichts weniger als allgemein characteristisch, wohl aber in vielen Fällen sehr reichlich vorhanden und den anderen Geweben gegenüber besonders auffallend. Aus letzterem Grunde und weil man den eigentlich characteristischen Bau besagter Rindenregion nicht erkannte, wurden sie dann für das wesentliche Gewebe der Bastregion gehalten und der Name Bast von der Region auf die Gewebeart übertragen, dann aber wieder für beide ohne scharfe Unterscheidung gebraucht. Folge hiervon war, da die Gewebeart durchaus nicht auf jene Region beschränkt ist, dass Bast an anderen Orten gefunden wurde als im Baste oder dass es Bast ohne Bast gibt, oder dass Zweifel und Controversen entstanden. Es ist nun an und für sich gleichgültig, welche Bedeutung man dem Namen beilegt, und es lassen sich für die Berechtigung beider genannter Anwendungen desselben Gründe anführen, er kann aber jedenfalls nicht für zwei ganz verschiedene Begriffe gebraucht werden. Bei der hiernach zu treffenden Wahl scheint mir entscheidend, dass die topographische Bedeutung des Wortes die ältere und doch wohl auch immer die gebräuchlichere ist. Seine Anwendung wird daher hier auf die später zu betrachtende Region eingeschränkt bleiben, die in Rede stehenden Fasern daher Bastfasern genannt werden, soweit sie dieser Region angehören.

Die Form der Sklerenchymfasern ist innerhalb der oben angegebenen Grenzen vielgestaltig, je nach Species und Theil dieser. Der Querschnitt ist bei dichter Strangvereinigung scharf eckig; rund bei solchen Fasern, welche einzeln locker in Intercellularräumen liegen, wie in vielen lederigen Blättern, im Laube mancher Aroideen u. s. w. Die in festerem Strangverbande stehenden sind in der Regel einfach, d. h. unverästelt, spindelförmig, mit meist stetig und allmählich gegen die Enden abnehmendem Querdurchmesser, die sehr lang ge-

1) Beitr. p. 11—61.

streckten Formen an den Enden meist in äusserst feine Spitzen ausgezogen. Auch für die nicht in dichtem Strangverbande in longitudinal gestreckten Theilen vorkommenden Fasern gilt diese Gestalt als — allerdings manche Ausnahmen erleidende — Regel; so z. B. für die meisten, auch die zerstreuten Bastfasern, die im Parenchym mancher Palmenwurzeln (Chamaedorea elegans), der Blattstiele und Pinnae von Cycadeen[1] zerstreuten Fasern u. s. f. Eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit bezüglich der Gestalt zeigen die sehr langen Bastfasern vieler Apocyneen und Asclepiadeen (Nerium, Vinca, Asclepias spec.), insofern sie in ihrem Längsverlauf abwechselnd eng eingeschnürt und dann wieder plötzlich stark verbreitert sind; auch, in ziemlich unregelmässiger Form, die Bastfasern von Sida-, Urena- und den Yute liefernden Corchorus-Arten.[2])

Auch die soeben der Hauptsache nach als einfach bezeichneten spindelförmigen Fasern zeigen, wenn sie isolirt werden, nicht selten die Enden kurz und ungleich gegabelt, oder hie und da anderwärts einen meist unscheinbaren Ast.

Stark, oft sehr reich und nach den Einzelorten ihres Vorkommens in mannichfaltiger Form verästelte Fasern finden sich dagegen bei Phanerogamen häufig, meist in lacunösem ungleichnamigem Gewebe und mit ihren Ästen in die Lücken dieses hineinragend oder eingeschoben. Soweit dieselben die vielarmige Haare in weite, luftführende Räume ragen, wie bei den Nymphaeaceen, Limnanthemum, Aroideen, Rhizophora wird ihre Beschreibung anschaulicher bei der Betrachtung dieser Räume (§ 53) gegeben werden und ist hier nur aufmerksam zu machen auf ihre Zugehörigkeit zu den in diesem Capitel behandelten Geweben. Andere Orte ihres Vorkommens, und vor allem zahlreiche, (wenn auch die Minderzahl) derbe lederartige Laubblätter, in welchen sie, mit ihren Ästen in die Intercellularräume des Parenchyms eingeschoben, augenscheinlich diesem als Stützapparat dienen. Verweisung auf die im Capitel IX und X zu behandelnden Verhältnisse ihrer Anordnung sind hier zu nennen die kurzästigen Fasern in der Blattlamina von Proteaceen (Hakea nitida, ceratophylla, saligna u.[3]), die lang- und feinästigen in der Lamina von Olea europaea, emarginata,

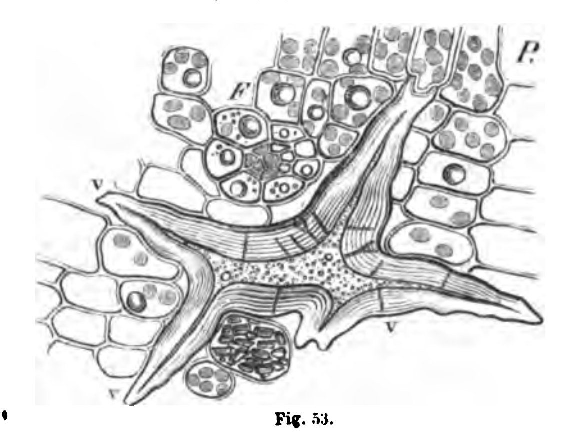


Fig. 53.

Fig. 53. Aus einem Querschnitt des Blattes von Camellia japonica. *P* Parenchymzellen mit Chlorophyllkörnern und Oeltropfen. *F* Dünnes Gefässbündel. *v* Aestige Sklerenchymfaser. Nach Sachs, Lehrb.

1 Moldenhawer, Beitr. p. 34.
2 S. Wiesner, Mikroskop. Untersuchgn, p. 24 ff. und Id., Rohstoffe, Cap. 11.
3 Meyen, Harlemer Preisschrift p. 84, Taf. V. Mohl, Verm. Schr. Taf. VII, Fig. 2. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, 277.

fragrans [1]), die dicken, sternförmig kurzästigen von Camellia japonica [2]) (Fig. 53 Statice monopetala, die zierlich sternförmig vielarmigen in Lamina und Petiolus von Fagraea obovata und auriculata [3]). Auch die Blattlamina der schon genannten Aroideen, zumal Monsterineen und der Nymphaeaceen ist hier wiederum zu erwähnen. Sternförmig verästelte Fasern sind im Laubblatt von Sciadopitys, Dammara, Araucaria imbricata [4]) vorhanden. Langästige, zum Theil von colossaler Grösse, bilden mindestens die Hälfte der Blattsubstanz bei Gnetum Gnemon und Gn. Thoa.

Das Verhältniss zwischen Breite und Länge der Fasern ist sowohl je nach der Species und den Theilen derselben höchst verschieden, als auch in demselben Theile, demselben Strange z. B., oft innerhalb weiten Spielraum schwankend. Letzteres ist bei den immerhin festzustellenden Durchschnittsangaben zu beachten. Die vorhandenen Messungen einfacher Bastfasern ergeben für die kürzesten Formen, wie die Fasern der Chinarinde, ein Verhältniss von etwa 1 : 10 bis 1 : 20, für die längsten bei Urticaceen gefundenen eine die grösste Breite um ein paar Tausendmal (bis 1 : 4000) übertreffende Länge. Die ästigen Formen sind in der Regel relativ kurz und breit, z. B. Fig. 53, doch kommen auch sehr langgestreckte vor.

Zur Veranschaulichung seien nachstehend einige für Bast- und Strangfasern von Mohl [5]), Wiesner [6]) und für die Chinarinden von Vogl [7]) gefundene Maasse angegeben, für weitere Details auf Wiesner's Zusammenstellung l. c. verwiesen. Wo nur die Länge angegeben ist, kann als Breite das Mittel aus den mitgetheilten Breitemessungen gelten.

	Länge mm	Grösste Breite d. Faser mm
Cinchona-Arten, Bast	0,875—1,25	0,031—0,25
Tilia, Bast	0,99 —2,65	durchschn. 0,015
Corchorus spec. (Yute) Bast	0,8 —4,1	- 0,016
Phormium tenax, Blatt	2,7 —5,65	- 0,012
Linum usitatissimum, Bast	20—40	0,15 —0,17
Cannabis sativa, -	10 u. mehr	0,13 —0,28
Boehmeria nivea -	bis 220	0,04 —0,08
Aesculus Hippocastanum -	1,35 —1,8	
Bignonia radicans -	0,6 —1,33	
Bombax pentandrum -	2,025—2,92	
Daphne Mezereum -	bis 3,375	
Clematis Vitalba -	0,45 —0,85	
Bambusa spec.	1,8 —3,015	
Cocos botryophora	0,855—1,850	
Lonicera Caprifolium, Bast	18,0 —26,0	
Asclepias Cornuti, -	bis 26,0	
Urtica dioica -	bis 77,0	

1) Moldenhawer, Beiträge, p. 61. Thomas, l. c. p. 32.
2) Kraus, Cycadeenfiedern, l. c. 327.
3) O. Buch, Ueber Sklerenchymzellen. Diss. Breslau 1872, p. 16.
4) Thomas, l. c. p. 35. Mohl, Bot. Ztg. 1871, 8.
5) Bot. Ztg. 1855, p. 876.
6) Mikroskop. Untersuchungen im Laborat. d. polyt. Inst. Wien — und: Rohstoffe des Pflanzenreichs, Cap. 11. —
7) Die Chinarinden des Wiener Grosshandels etc. 1867.

Die beträchtliche Länge vieler Fasern, zugleich wohl mit dem Vorkommen der nachher zu beschreibenden gekammerten haben die Ansicht aufkommen lassen, eine Faser entstehe oder könne entstehen aus der Verschmelzung mehrerer, in eine Längsreihe gestellter Meristemzellen.[1]) Genauere Untersuchung lässt jedoch hierfür a priori keinen stichhaltigen Grund finden, und alle eingehenden Beobachtungen haben gezeigt, dass jede einfache oder ästige Faser aus der Metamorphose einer Zelle hervorgeht.[2])

Die Wand der Sklerenchymfasern ist je nach dem Einzelfalle in verschiedenem Grade, meist bis zu sehr erheblicher Verengung des Lumens (centripetal) verdickt, die Verdickungsmasse ringsum annähernd gleich stark, oder in manchen Fällen an einzelnen Punkten viel stärker nach innen vorspringend als an andern, z. B. Bastfasern von Corchorus spec., Abelmoschus tetraphyllus, Sida retusa u. a.[3]). Die Verdickungsmasse ist entweder ununterbrochen wie z. B. bei den meisten technisch verwendeten Fasern nach Wiesner[4]): oder in vielen Fällen mit engen Tüpfelkanälen versehen, welche zumal bei den zu Strängen vereinigten Fasern fast immer die Form schmaler, geradlinig längsläufiger oder gleichsinnig schräg-linksläufiger Spalten (Fig. 54) haben[5]). Doch kommen bei kurzen Fasern, wie den einfachen der Chinarinden und den ästigen des Camellia-Blattes Ausnahmen hiervon vor: enge, nicht spaltenförmige, sondern im Querschnitt rundliche Canäle. Die als spiralig verdickt von Milde[6]) beschriebenen Sklerenchymfasern, welche im Blatte von Acropteris radiata, an der Oberseite und den Nerven der Unterseite eine mehrschichtige geschlossene Lage bilden, sind wohl auch besser spaltig-getüpfelt zu nennen. Ihre bis fast zum Schwinden des Lumens dicke Membran hat sehr zahlreiche, regelmässig schrägläufige Spaltentüpfel und diese wechseln mit gleich hohen, dicken Wandstreifen ab. Die über dieser Faserlage befindlichen Epidermiselemente zeigen, wie p. 75 angedeutet wurde, den gleichen Bau.

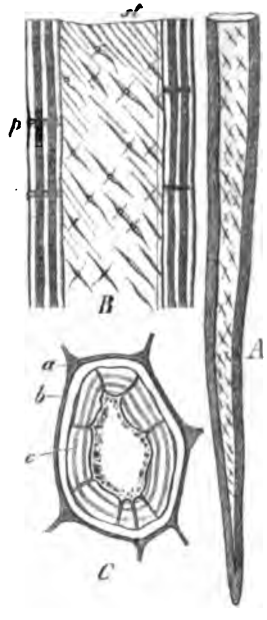


Fig. 54.

Fig. 54. Pteris aquilina. *A* Hälfte einer braunwandigen Sklerenchymfaser aus dem Stamm. *B* Stück einer solchen, stärker (550) vergr. *p* Profilansicht der Spaltentüpfel. *C* Querschnitt. *a* Grenzlamelle, *b*, *c* innere Schichten der Wand. (Aus Sachs, Lehrb.)

1) Meyen, in Wiegmann's Archiv, 1838, I, 297. Schacht, in Berlin. Acad. Monatsber. 1856, 517; Lehrb. II, 567. Hanstein, Milchsaftgef. p. 45.

2) Vgl. Unger, Wachsthum d. Stammes u. Bildg. d. Bastzellen, Wiener Acad. Denkschr. Bd. XVI. Boehm, Wien. Acad. Sitzungsber. Bd. 53. Sanio, Bot. Ztg. 1860, 210. Ferner das in Cap. VII über die intercellularen Fasern der Aroideen Angegebene, und Cap. XIV.

3) Vgl. Wiesner, l. c.

4) Rohstoffe, p. 305.

5) Mohl, l. c. p. 876. Schwendener, l. c. p. 8.

6) Filices Europae et Atlantidis p. 40.

Für die feinere Structur der Verdickungsmasse gelten die allgemeinen, auf den Bau der Zellwände bezüglichen Regeln [1]. In den zu Strängen vereinigten und den baständigen Fasern lassen sich häufig — doch nicht immer — drei differente concentrische Schichtensysteme oder Schalen unterscheiden, die äusserste Grenzschicht, eine innere Lage und eine meist viel breitere, weichere, mittlere. Für Streifung und Areolirung der Wand sind die Fasern der Apocyneen und Asclepiadeen exquisite Beispiele. — Die ästigen Fasern im Blatte von Sciadopitys, Dammara, Araucaria imbricata, Nymphaeaceen und vor allem die durch Hooker [2] bekannten colossalen Spindelfasern, welche in allen Theilen der Welwitschia mirabilis zerstreut liegen, sind durch zahlreiche ihren äussern Wandschichten eingelagerte Kalkoxalatkrystalle ausgezeichnet, welche zumal bei Welwitschia eine beträchtliche Grösse erreichen. Fig. 55.



Fig. 55.

Die Wand der Sklerenchymfasern ist verholzt, je nach dem Einzelfall in sehr ungleichem Maasse. Von den technisch verwendeten Bastfasern z. B. werden nach Wiesner durch Jod und Schwefelsäure blau (in verschiedener Nüance) und durch schwefelsaures Anilin nicht oder kaum gelb die von Flachs, Hanf (in dem schwefelsauren Anilin schwach gelb), von Hibiscus cannabinus; durch das Jodpräparat werden gelb bis braun, durch schwefelsaures Anilin gelb die Fasern der Corchorus-Arten, Sida retusa, Urena sinuata u. a. Bei den Filices und Rhizocarpeen haben auch die hierher gehörigen Fasern die schon oben p. 128 erwähnte charakteristische dunkel braune Färbung. Bei baständigen Fasern fand Sanio [3] öfters (z. B. bei Cytisus Laburnum, Morus alba, Ulmus suberosa, Celtis australis, Ficus Sycomorus, Robinia pseudacacia, Gleditschia triacanthos, Quercus pedunculata, Passiflora suberosa) die vorherrschend mächtige Innenschicht der Wand knorpelig-gelatinös, in Wasser quellend, und durch Chlorzinkjod wie Jodkaliumjodlösung violett werdend; eine Erscheinung, welche auch bei den Faserelementen des secundären Dicotylen-Holzes in mancherlei Modificationen vorkommt und mit den sonstigen Eigenschaften dieser Elemente im Cap. XIV beschrieben werden wird. Umgekehrt kommt es vor, dass Sklerenchymfasern sich aus ursprünglich collenchymatischen Zellen entwickeln und dass alsdann die inneren Wandschichten hart werden und verholzen, während die äussern die ursprüngliche collenchymatische Beschaffen-

Fig. 54. Hälfte einer dicken Sklerenchymfaser mit der Wand aussen eingelagerten Krystallen von oxalsaurem Kalk, aus dem Stamme von Welwitschia mirabilis. (Aus Sachs, Lehrb.)

1) S. Hofmeister, Pflanzenzelle § 27, 28.
2) Transact. Linnean Society vol. XXIV. (»Spicular cells«.)
3) Bot. Ztg. 1863, 105. Ibid. 1860, Taf. VI, 15 u. 16.

heit behalten; z. B. bei den die Gefässbündel begleitenden Strängen von Eryngium planum, Astragalus falcatus.[1])

Bezüglich des Inhalts der Fasern ist auf das oben (p. 133) für das Sklerenchym allgemein Angegebene zu verweisen. Die körnigen Inhaltsbestandtheile oder -Reste, welche manche weitlumigere Fasern, z. B. die erweiterten Theile derer der Asclepiadeen und Apocyneen enthalten, haben wiederholt zu der Ansicht geführt, die Bastfasern seien die Behälter des bei Asclepiadeen, Euphorbiaceen u. s. f. an Schnittflächen ausfliessenden charakteristischen Milchsafts, eine irrige Meinung, welche im VI. Capitel ihre Erörterung finden wird.

Der Innenraum der Fasern ist in den meisten und vorstehend allein berücksichtigten Fällen eine ununterbrochene, wenn auch noch so enge und oft weit vor den spitzen Enden aufhörende Höhlung. Allerdings kann es in den engen Einschnürungen bei Asclepiadeen und Apocyneen zweifelhaft werden, ob dieselbe nicht durch die Wandverdickung zuweilen ganz unterbrochen wird. Andrerseits kommen aber öfters gekammerte Fasern vor, d. h. solche, welche durch relativ dünne, mit den inneren Seitenwandschichten in Continuität stehende Querwände in Fächer oder Kammern abgetheilt sind; z. B. im Bast von Aesculus Hippocastanum, in der Rinde von Palmenwurzeln, wie Chamaedorea elegans. Auch die gekammerten Fasern im Baste von Vitis, Platanus, Pelargonium roseum, Tamarix gallica[2]), in der Rinde von Aristolochia Sipho u. s. w., welche eine Zeit lang Amylum führen, dürften hier anzuschliessen sein als Fälle, in welchen die Zellfunctionen langsam erlöschen; nicht minder die in den Stengelrinden häufigen aus Collenchym hervorgehenden Fasern.

Von den sich hier ebenfalls anschliessenden gekammerten Elementen des secundären Holzes der Dicotyledonen wird im Cap. XIV die Rede sein.

Capitel III.

Secret-Behälter.

§ 31. Körper ähnlicher Art wie die Secrete der Hautdrüsen (§ 19), also Schleim und Gummi, Harze, ätherische Oele und ihre als Balsam bezeichneten Gemenge, milchige Emulsionen der Körper beider Kategorien, welche im eingetrockneten Zustande als »Gummiharze« bekannt sind, finden sich vielfach abgelagert im Innern der Gewebe; und zwar einerseits in besondern Schläuchen, welche mit der Gewebedifferenzirung aus bestimmten Meristemzellen entstehen, die, bei bleibender Membran, und oft unter beträchtlichem Wachsthum mit den in Rede stehenden Körpern gänzlich erfüllt werden und hierdurch ihre ursprüngliche Zellnatur verlieren; oder aber in besonderen Intercellularräumen.

1) Schwendener, l. c. p. 5.

2) Vgl. Sanio, Ueber die im Winter Stärke führenden Zellen etc. (Halle 1858) p. 12. Bot. Ztg. 1863, p. 111.

In ähnlicher Anordnung wie die genannten Schläuche finden sich bei vielen Pflanzen andere, welche ebenfalls mit der ersten Gewebedifferenzirung aus Meristemzellen entstehen und als alleinigen oder vorwiegenden Inhalt Krystalle von oxalsaurem Kalk enthalten. Zwischen allen diesen Ablagerungsorten oder Behältern finden nahe Beziehungen statt. Die Krystallanhäufungen theilen sich in vielen Fällen mit massigen Schleimablagerungen in den Raum eines Schlauches, so dass man je nach dem Vorwiegen des einen oder des andern Körpers von krystallhaltigen Schleim- (z. B. Orchisknollen) oder von schleimführenden Krystallschläuchen (z. B. die Rhaphidenschläuche) reden kann.

Harz und Schleim treten, wie schon angeführt, öfters als Gemenge auf. Die Form der Schläuche geht nicht selten in die von dem Ablagerungskörper erfüllten Intercellularräume über, indem Reihen oder Gruppen der erstgenannten, durch Auflösung ihrer Wände, zu einer amorphen intercellularen Masse verschmelzen. Zwischen Schläuchen und Intercellularräumen gleichen Inhalts findet ferner nicht selten eine wechselseitige Vertretung statt, indem erstlich der gleiche Körper in verschiedenen Gliedern derselben Pflanze theils Schläuche, theils intercellulare Räume erfüllt, wie z. B. das rothe Harz von Lysimachia- und Myrsine-Arten; oder zweitens von nahe verwandten Pflanzen die einen Schläuche, die anderen Intercellularräume mit der gleichen Ablagerung an denselben Orten haben. Beispiele hierfür werden unten bei den Coniferen, den Compositen u. a. m. zu finden sein. In einander ferner stehenden Familien kommt dann endlich nur diese oder jene Form der Ablagerung und ihrer Behälter vor.

Der Bildungsmodus des Secrets in den interstitiellen Hautdrüsen stimmt mit dem der schizogenen Harzgänge, welche unten zu beschreiben sind, nahe überein. Besonders ist hier auf die eingesenkten Drüsen von Psoralea aufmerksam zu machen.

Der oxalsaure Kalk kann, seinen bekannten Eigenschaften nach, im Wesentlichen nur als ein Körper betrachtet werden, welcher aus dem pflanzlichen Stoffwechsel entfernt, ab- oder ausgeschieden wird. Von den Schleimen, Harzen und ätherischen Oelen der Hautdrüsen lehrt die directe Beobachtung das Nämliche. Nicht minder evident ist die Thatsache, dass die Harze, Schleime u. s. w. welche in circumscripten Behältern z. B. den Harzschläuchen der Laurineen, Piperaceen, Zingiberaceen etc. abgelagert werden, nach ihrer in dem Meristem beginnenden Abscheidung gleich dem Kalkoxalat ohne weitere Verwendung abgelagert bleiben.

Nach allen diesen Thatsachen ist es geboten, die ganze Reihe der in Rede stehenden Körper gleich den Secreten der Hautdrüsen als Ausscheidungen aus dem aufbauenden Stoffwechsel zu betrachten und sie jenen gleich, nämlich Sekrete, nennen. Das Vorkommen als Beimengung des Inhalts oder als Bestandtheil der Membran bildungsfähiger Zellen, welches wohl für alle hierher gehörigen Körper geltend gemacht werden kann, ist kein Argument gegen diese Auffassung, denn einerseits zeigt der oxalsaure Kalk deutlich, dass ein und derselbe Körper ebensowohl in kleiner Menge in einer assimilirenden Zelle, als massenhaft in besonderem Behälter ausgeschieden werden kann; andrerseits ist auch bei der Unsicherheit unserer derzeitigen Kenntnisse eine wesentliche Verschiedenheit zwischen dem, was in dem einen und dem andern Falle z. B.

Harz genannt wird, immer möglich. Und endlich wird eine anderweite für die Pflanze nützliche Verwendung des Secrets, wie sie z. B. für das der Knospenhaare bekannt ist, durch jene Ansicht nicht weiter berührt.

Wir fassen aus den angegebenen Gründen die Gesammtheit der bezeichneten Behälter als Secret-Behälter zusammen. Nach ihrem ausschliesslichen oder vorwiegenden Inhalt sind zu unterscheiden Krystall-, Schleim-, Harz-Behälter etc. Da Harz und ätherisches Oel meist als Gemenge, selten für sich allein vorkommen und auf die vielfach unsicheren chemischen Details hier nicht eingegangen werden kann, so sollen in Folgendem die Worte Harz-, Oel- und Balsambehälter ohne Anspruch auf genaue Inhaltsbezeichnung und meist im Anschluss an den für jeden Einzelfall üblichen Sprachgebrauch angewendet werden. Der Ausdruck Gummiharz soll, mit noch weniger Anspruch auf Genauigkeit, die im frischen Zustande milchigen Gemenge wasserreicher und harziger Secrete bezeichnen. — Nach dem Bau sind die Behälter zu unterscheiden in Schläuche, d. h. aus Zellen, welche ihre Wände beibehalten, hervorgegangene, daher gewöhnlich als Zellen bezeichnete; und in intercellulare, ihrer Gestalt nach entweder Gänge oder Lücken, Höhlen zu nennende. Für viele dieser nach Bau und Inhalt verschiedenen Formen ist der Ausdruck Drüsen oder innere Drüsen im Gebrauch. Es wird schwer sein ihn zu bannen, da er sich in die unverbesserliche Terminologie der Systematik eingebürgert hat, obgleich er, wie das Nachstehende zeigen wird, sehr entbehrlich ist. Will man ihn beibehalten, so ist streng genommen seine Anwendung auf alle Secretbehälter geboten, jede andere eine rein willkürlich conventionelle.

Den zweifellos hierhergehörigen muss manche zweifelhafte Bildung, wie manche »Gerbstoffschläuche«, die »Schlauchgefässe« der Laucharten u. andere unten zu nennende angeschlossen werden, vorbehaltlich der nach genauerer Untersuchung später vorzunehmenden Berichtigungen.

Auf die wechselseitige Vertretung der verschiedenen Formen der Secretbehälter unter einander in verschiedenen Gliedern derselben Pflanze oder in verschiedenen Genera oder grössern Verwandtschaftskreisen wurde schon aufmerksam gemacht.

Aehnliche Wechselbeziehungen kommen hie und da vor zwischen ihnen und Milchsaftröhren (vgl. Cap. VI). Auch wenn man absieht von den Aroideen und Musaceen, deren Milchsaftröhren vielleicht besser in dem gegenwärtigen Capitel aufgezählt würden, steht die Thatsache fest, dass allen mit Milchsaftröhren versehenen Pflanzen die inneren Secretbehälter fehlen. In der der Mehrzahl ihrer Angehörigen nach mit Milchröhren versehenen Artocarpeen-Gruppe fehlen diese, nach Trécul, bei Conocephalus naucleiflorus und kommen dafür dieser Pflanze schleimführende Schläuche und Lücken zu. Unter der Gesammtheit der untersuchten Compositen sind die Cichoraceen von den übrigen ausgezeichnet durch den Besitz der Milchsaftröhren und den Mangel der jenen zukommenden Oelgänge, nur bei Scolymus kommen beide Organe zur Ausbildung.

Auch zwischen dem Vorkommen von Hautdrüsen und innern Secretbehältern ist eine Wechselbeziehung vielfach nicht zu verkennen. Bei den an letztern vorzugsweise reichen Cycadeen, Coniferen, Lauraceen, Umbelliferen, Aurantiaceen, Clusiaceen sind die Hautdrüsen nicht oder nur selten vorhanden. Für andere Familien, z. B. Labiaten, gilt das Umgekehrte. Ausnahmen, mit

beiderlei Organen neben einander, finden sich freilich ebenfalls nicht selten. z. B. Dictamnus und viele Compositen mit Drüsenhaaren und innern Behältern. Und schliesslich ist nicht ausser Acht zu lassen, dass auch beiderlei Organe gänzlich fehlen können, wie z. B. bei den Gramina, Cyperaceen, Palmen, vielen Cruciferen, Ranunculaceen, bei Taxus allein unter den Coniferen u. a. m.

Die hervorgehobenen Beziehungen zwischen den verschiedenen Secrete bildenden Organen sind bei deren Betrachtung stets im Auge zu behalten. Letztere hat dieselben hier in erster Linie nach ihrem Bau zu sondern und sich daher zunächst mit den secretführenden Schläuchen zu beschäftigen. Die intercellularen Behälter werden im VII. Capitel besprochen, intermediäre Bildungen an geeignetem Orte erwähnt werden.

1. Krystallschläuche.

§ 31. Es ist bekannt, dass Krystalle von Kalkoxalat als Zellinhaltsbestandtheile allverbreitet sind. In bestimmten Schläuchen erfüllen sie fast ausschliesslich den Innenraum und diese sind als Krystallschläuche zu unterscheiden. Die Krystalle [1]) bestehen, soweit bekannt, sämmtlich aus Kalkoxalat, welches entweder nach dem quadratischen oder nach dem klinorrhombischen System krystallisirt — nach Souchay und Lenssen bei schneller Ausscheidung in der klinorrhombischen Form und mit der Zusammensetzung

$$\left.\begin{matrix} Ca\,O \\ Ca\,O \end{matrix}\right\} C_4\,O_6 + 2\,H_2O,$$

bei langsamer Krystallisation als Quadratoctaeder von der Zusammensetzung

$$\left.\begin{matrix} Ca\,O \\ Ca\,O \end{matrix}\right\} C_4\,O_6 + 6\,H_2O.$$

Die Stammform der dem quadratischen System angehörenden Krystalle ist das Quadratoctaeder, die der in der Pflanze weitaus häufigeren klinorrhombischen das Hendyoëder; abgeleitete Formen: klinorrhombische Säulen, klinorrhombische Tafeln, Zwillingsbildungen, Kantenabstumpfungen kommen in mannichfaltigster Gestalt vor. Als besonders häufige, krystallographisch kaum genau bestimmbare Form sind die beiderseits lang zugespitzten spiess- oder nadelförmigen Krystalle zu nennen, welche De Candolle [2]) Rhaphiden genannt hat. Sie gehören, nach Holzner, höchst wahrscheinlich dem klinorrhombischen System an. Neben diesen verschiedenen einzeln ausgebildeten Krystallen kommen vielfach unvollkommen ausgebildete und zu eckigen oder sternförmigen Drusen verwachsene vor, welche nach Holzner sowohl dem einen als dem andern genannten Systeme zugehören können. Unbestimmt ist Form und Krystallisationssystem für die nicht selten vorkommenden ganz kleinen, bei starker Vergrösserung eben noch scharfe Ecken und Kanten erkennen lassenden, mehr wie kleine Körner aussehenden Krystalle.

In den Schläuchen finden sich die vollkommen ausgebildeten klinorrhombischen Formen und die Drusen fast immer einzeln, selten zu zweien, die Zelle

---

1) Siehe Holzner, Flora 1864, p. 273 u. 556. — Ibid. 1866, p. 413.

2) Organographie végétale I, 126. (ῥαφίς, Nadel).

zum grössten Theile ausfüllend; die Rhaphiden stets in grosser Zahl, in der Regel in einem Schlauche annähernd gleich lang und parallel zu einem Bündel dicht aneinandergelegt, so dass alle Enden der gleichen Seite in einer Ebene stehen, seltner von ungleicher Länge und Richtung, wie in der Rinde mancher Aloë-Arten, z. B. Aloë arborescens, im Parenchym von Mirabilis, und die sehr kleinen Rhaphiden in den zahlreichen Krystallschläuchen der Ceylon-Zimmtrinde. Die winzigen körnchenähnlichen Krystalle füllen in unzählbarer Menge den Schlauch aus, so dass dieser bei durchfallendem Lichte einen völlig schwarzen, dicht körnigen Inhalt zeigt; so in dem Kraute vieler Solaneen [1]), von Amarantus retroflexus, caudatus und Verwandten, Sedum ternatum, in Mark und Rinde von Sambucus nigra, der Rinde von Betula verrucosa, Alnus glutinosa, Staphylea pinnata [2]), der Rinde der officinellen Cinchona-Arten. [3])

Die Form der Krystallschläuche steht zu derjenigen der in ihnen enthaltenen Krystalle, wenn diese erhebliche Grösse erreichen, in naher Beziehung, ohne dass zur Zeit bestimmt ausgesagt werden könnte, ob die Krystallform von der des Schlauches abhängig ist oder umgekehrt. Die isodiametrischen Drusen sind in ihnen ähnlich gestalteten Schläuchen enthalten, die kürzeren oder längeren klinorrhombischen Formen füllen entsprechend gestaltete, selbst sehr lang gestreckte prismatische oder spindelförmige Schläuche aus, z. B. im Rhizom und Blatt von Iris-Arten [4]), im Blatt von Aloë africana. Die Rhaphiden führenden Schläuche sind dem Rhaphidenbündel gleichsinnig längsgestreckt, bei sehr grossen Rhaphiden, wie in der Rinde von Aloë arborescens, in der Zwiebel von Scilla maritima, oft von gewaltiger, in letzterem Falle über 0,5mm [5]) erreichender Länge.

Sehr auffallend treten diese Erscheinungen hervor in den Baststrängen dicotyledoner Pflanzen, deren Gewebeelemente aus gestreckt spindelförmigen Cambiumzellen hervorgehen. Die Krystallschläuche entstehen hier durch Quertheilung einer Cambiumzelle (Cap. XIV); bei den langgestreckte klinorrhombische Einzelkrystalle führenden von Guajacum, Quillaja treten wenige Quertheilungen auf, deren Producte (ob sämmtlich?) je ein Krystallschlauch werden. Auch bei Pflanzen mit kleinen Einzelkrystallen oder Drusen mögen öfters nur einzelne Quertheilungsproducte sich zum Krystallbehälter ausbilden. Bei sehr vielen Gehölzen aber theilt sich eine Cambiumzelle durch Querwände in zahlreiche — 20—30 — Kammern, welche nicht oder kaum höher als breit und je von einem Krystall oder einer Druse erfüllt sind. Der Gesammtumriss der ursprünglichen Cambiumzelle bleibt hierbei erhalten, die ganze Kammernreihe selbst im Zusammenhang isolirbar wie eine gekammerte Faser. [6]) Hartig hat diese gekammerten oder gefächerten Schläuche Krystallfasern genannt. — Aehnliche Erscheinungen kommen auch in manchen Hölzern vor, z. B. Herminiera Elaphroxylon, und auf der Aussenfläche von Gefäss- und Faserbündeln. Mette-

1) Corda, Beitr. z. Kunde d. Kartoffel etc. in Hlubecks oecon. Neuigkeiten, 1847, No. 58—60. —

2) Sanio, Monatsber. d. Berliner Academie, April 1857.

3) Flückiger, Pharmacognosie, p. 365.

4) Unger, Anat. u. Physiol. p. 123.

5) Flückiger, Pharmacognosie, p. 187.

6) Vgl. Sanio, Monatsber. d. Berlin. Acad. 1857, p. 261. Specielleres s. unten Cap. XIV.

nius' Stegmata an den braunen Fasersträngen von Cyatheaceen (vgl. p. 135) mögen vielleicht eher hierher gehören.

Schläuche mit sehr kleinen und zahlreichen Krystallen, wie die von Solanum, Sambucus etc. sind von den umgebenden Zellen in Gestalt und Grösse meist nur wenig verschieden.

Was den Bau der Krystallschläuche betrifft, so liegen die Rhaphidenbündel anfangs innerhalb eines Protoplasmasackes; im fertigen Zustand wohl immer, wenigstens in allen genauer untersuchten Fällen, eingeschlossen in einer oft ziemlich dicken, ihrerseits von der wenig verdickten Cellulosehaut umgebenen Lage eines homogenen, glashellen Schleimes, welche sich in einigen untersuchten Fällen [1]) gegen Reagentien ähnlich dem arabischen Gummi verhält und in Wasser rasch quillt und unkenntlich (gelöst?) wird. Es bleibt zu untersuchen, wie weit dieser Schleim der Membran oder dem Inhalte der Zelle ursprünglich angehört; nach Frank's Angaben für die ein kleines Rhaphidenbündel enthaltenden schleimführenden Schläuche der Orchis-Knollen ist letzteres wahrscheinlich. Das Vorhandensein des Schleims ist die Ursache, warum die Rhaphidenschläuche in Wasser rasch schwellen, ihre Membran platzt und die Rhaphiden mit dem vorquellenden Schleim austreten und sich im Wasser vertheilen. An den länglichen oder spindelförmigen Rhaphidenschläuchen, wie sie z. B. in Aroideen häufig sind, erfolgt das Platzen und das Austreten der Nadeln wie Turpin [2]) ausführlich beschrieben hat, gewöhnlich an einem oder an beiden Enden. Schleimreiche Rhaphidenschläuche, zu langen longitudinalen Reihen übereinandergestellt, sind Hanstein's [3]) rhaphidenführende »Schlauchgefässe«.

Diese Schlauchreihen finden sich reichlich im Parenchym vieler Monocotyledonen: Stengel und Blätter von Commelineen, Palmenstämme, z. B. Chamaedorea; erheblich gross fand sie Hanstein in den Laubstengeln, Blättern und Zwiebelschuppen vieler Amaryllideen aus den Gattungen Amaryllis, Sprekelia, Crinum, Pancratium, Eucharis, Alstroemeria, Narcissus, Leucojum, Galanthus. Sie liegen hier vorzugsweise in dem Parenchym der unteren (äusseren) Blattseite, 1—2 Zelllagen unter der Epidermis. Bei den Liliaceen sind sie seltener stark entwickelt in den Blättern von Hyacinthus orientalis, auch wohl bei Agapanthus (vgl. Hanstein l. c.). Im Laube von Scilla, Ornithogalum, Muscari finden sich kurze Reihen und vereinzelte Schläuche, in den Zwiebelschuppen dieser Pflanzen nur einzelnstehende.

Zur Untersuchung der in Rede stehenden Schlauchreihen eignen sich Commelineenstengel wohl am besten. In den heranwachsenden Internodien dieser Pflanzen, im der Parenchym der Rinde sowohl wie der Mitte des Stengels, bemerkt man senkrechte einfache Längsreihen von Zellen, deren jede von einem Bündel paralleler Rhaphiden locker erfüllt ist. Die Zellen sind erst kurz cylindrisch. In dem Maasse als das Internodium sich streckt, nehmen die Zellen und die Rhaphiden an Länge zu, bis diese bei den Zellen durchschnittlich 3—4mal die Breite übertrifft. Ein dünner Protoplasmabeleg mit scharf umschriebenem Zellkern kleidet die zarte Cellulosewand bis dahin aus. Mit der weiteren Streckung des Internodiums werden die zartwandig bleibenden Zellen 10—20 mal länger als breit, die

---

1) Hilgers, in Pringsheim's Jahrb. VI, p. 286.

2) Sur les biforines. Ann. Sc. nat. 2e Sér. Tom. VI, p. 5.

3) Ueber ein System schlauchartiger Gefässe etc. Monatsber. Berlin. Acad. 1859. p. 705. — Die Milchsaftgefässe p. 33.

protoplasmatischen Theile verschwinden, um das Rhaphidenbündel erscheint nur wasserheller, in Alkohol ohne Trübung beträchtlich schrumpfender, in Wasser rasch bis zur Unkenntlichkeit quellender, durch Chlorzinkjod gelb werdender, in Kali nicht gelöster Schleim. Die Rhaphiden nehmen dabei nicht mehr merklich an Zahl oder Grösse zu, sie bilden hinfort eine relativ kleine Anhäufung in dem hyalinen schleimerfüllten Schlauche. Nach Hanstein sollen die Glieder einer solchen Schlauchreihe, wenigstens öfters und theilweise, durch Auflösung der sie trennenden Cellulose-Querwände zu continuirlichen langen Röhren verschmelzen. Die hierfür angeführten Beobachtungen sind jedoch nicht ausreichend, um diese Ansicht zu begründen. Auf Längsschnitten findet man allerdings oft die Rhaphiden unregelmässig verschoben, und durch die zarten Querwände der Schlauchreihe durchgebohrt; andererseits aber auch an beiden Enden geschlossene Schläuche und dichte Rhaphidenbündel in ihnen. Und man kann die Verschiebung der letzteren und die Durchbrechung der Querwände durch sie an intact zur Beobachtung kommenden Präparaten nicht selten direct vor sich gehen sehen. Sie tritt ein bei Einwirkung von Wasser, unter Quellung des Schleims, wesentlich in derselben Form wie bei einzelstehenden Rhaphidenschläuchen. Von spontaner Perforation der Querwände, also einer Verschmelzung der Reihe zu einem continuirlichen Rohr oder »Gefäss« konnte ich mich nicht überzeugen. Wo ich eine bereits vorhandene Perforation fand, war es ein klaffender Riss, wie man ihn beim Platzen entstehen sieht. Es ist übrigens nicht undenkbar, dass auch in der lebenden Pflanze bei übermässiger Wasserzufuhr Querwände platzen und so dieselben Erscheinungen eintreten könnten, welche man auf Durchschnitten sieht. Nach allen diesen, mit Hanstein's Angaben in den Hauptpunkten übereinstimmenden Daten können die in Rede stehenden Bildungen für nichts anderes als eine durch Gestalt und Anordnung ausgezeichnete Specialform der Rhaphidenschläuche gehalten werden.

Für Krystalldrusen hat Rosanoff[1]) zuerst in dem Marke von Kerria japonica, Ricinus communis, in den die Gefässbündel des Blattstiels von Aroideen (z. B. Anthurium rubricaule, Selloum, Pothos argyrea, Philodendron Sellowianum) begleitenden Schläuchen, desgleichen in den Blüthentheilen von Encephalartos, Nelumbium gefunden, dass sie mit der Membran verbunden sind; entweder mit ihren Spitzen der Seitenwand fest angelehnt, oder gleichsam aufgehangen in Cellulosebalken, welche von der Wand in den Innenraum zu einzelnen Drusenspitzen hinlaufen, manchmal verzweigt, manchmal röhrig hohl sind. Dieselbe Befestigung fand de la Rue im Blattparenchym von Hoya carnosa, bei kleineren, in Protoplasma- und selbst Chlorophyll-führenden Zellen enthaltenen, also streng genommen nicht hierher gehörigen Drusen, und ebenfalls im Blatte und Blattstiel von Aroideen (Pothos crassinervis u. a.). Anknüpfend an eine ältere Beobachtung von Schacht[2]) zeigte dann Pfitzer[3]), dass die grossen klinorrhombischen Einzelkrystalle im Laube von Citrus, ferner die in der Rinde von Salix aurita, Populus italica, Celtis australis, Fagus silvatica, Rhamnus Frangula, Acer opulifolium, Platanus orientalis enthaltenen, eng umschlossen sind von einer Cellulosehaut, welche der Cellulosewand des Schlauches in breiter Fläche angewachsen ist und welche aus dem Protoplasma der jugendlichen Krystallzelle rings um den frei liegenden Krystall entsteht, um später der Zellwand fest anzuwachsen. An der Ansatzstelle ist die Seitenwand des Schlauchs oft stark verdickt, zumal bei Citrus, wo der Krystall der sehr dicken Seitenwand oder einem zapfenförmigen Vorsprung derselben eingefügt erscheint. — In den gefächerten Schläuchen des Holzes von Herminiera elaphro-

1) Bot. Ztg. 1865, p. 329. Ibid. 1867, p. 41. Vgl. auch de la Rue, ibid. 1869, p. 537.
2) Abhandl. Senckenberg. Gesellsch. z. Frankfurt a. M. I, p. 150, Taf. VII, Fig. 21.
3) Flora 1872, p. 95, Taf. III.

xylon[1]) liegt in jedem der ohngefähr kubischen Fächer eine klinorrhombische Tafel mit ihrer einen Seite der stark verdickten Innenwand des Schlauchs eingepasst, im übrigen das Lumen des Faches fast ausfüllend. Eine den Krystall rings umgebende Membran konnte ich hier nicht finden. — Der von dem Krystall nicht erfüllte Raum aller dieser Schläuche wird im erwachsenen Zustande anscheinend von Wasser eingenommen.

Viele Krystalle jeglicher Form, die Rhaphiden ausgenommen, scheinen frei innerhalb der Membran des Schlauches zu liegen, von dieser entweder eng umschlossen, aber ohne Befestigung, oder in anscheinend wässeriger Flüssigkeit suspendirt. So z. B. die grossen Krystalle von Iris, die Krystallkörnchen. Für alle diese Fälle ist jedoch noch bestimmter festzustellen, ob nicht eine Gallertumhüllung oder Befestigung an die Wand vorhanden ist. Für das allgemeine Vorkommen solchen Verhaltens sprechen Payen's Angaben über das Vorkommen siliciumhaltiger Hüllen um Drusenkrystalle und membranähnlicher, mit Jod sich bräunender, umhüllender Schichten körniger Substanz. Vgl. Hofmeister Pflanzenzelle, p. 393. —

Krystallschläuche finden sich in allen Theilen und Gewebecomplexen der Pflanzen; am reichlichsten, oft in colossaler Menge — der Stamm von Cereus senilis enthält in der Trockensubstanz über 85 % Kalkoxalat (Schleiden — in dem Parenchym saftigen Laubes, lederiger Blätter, in nächster Nachbarschaft der Gefässbündel, diese reihenweise begleitend, in dem Baste und dem Mark dicotyledoner Holzgewächse, bei manchen auch im secundären Holzparenchym (Pterocarpus santalinus, Haematoxylon etc.) und den Markstrahlen des Holzes (z. B. Camellia japonica, Vitis, vgl. Cap. XIV); bei Vorhandensein grosser luftführender Intercellularräume oft besonders reichlich an den Grenzen dieser und in sie hineinragend; z. B. Aroideen, Pistia, Myriophyllum.

Sie kommen den meisten Familien und in einer Familie meist allen Genera und Arten zu; und bei denjenigen, wo eigentliche Krystallschläuche selten sind oder fehlen, ist der oxalsaure Kalk oft in Form kleinerer Krystalle im Inhalt parenchymatischer Zellen, oder wie bei Cupressineen, Taxineen, Ephedra, Welwitschia[2]) den Zellmembranen eingelagert.

Je allgemeiner diese Regel Geltung hat, um so beachtenswerther ist eine Reihe von Ausnahmefällen. Bei den Equiseten ist kein oxalsaurer Kalk anatomisch nachgewiesen. Desgleichen bei den meisten Farnen, Gramina, den Potameen (bei den Phanerogamen von den Blüthentheilen abgesehen). Doch finden sich innerhalb mancher der genannten Familien Ausnahmen: Krystalle in den Epidermiszellen von Asplenium Nidus, in den Deckplättchen von Cyatheaceen (vgl. p. 135); zahlreiche Drusen im Parenchym des Stengels von Panicum turgidum.

Andrerseits werden Krystallschläuche oder Krystalle überhaupt nicht gefunden bei bestimmten Arten oder Genera aus Familien, deren Angehörige in der Regel sehr reich an ihnen sind. In Nicandra physaloides und Petunia nyctaginiflora fand ich keine Krystallschläuche, während die übrigen untersuchten

1) Hallier, Bot. Ztg. 1864, Taf. III, gibt richtige Umrisse dieser Zellen, aber unrichtige Beschreibung.

2) Vgl. Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871.

Solanaceen sehr reich daran sind. Nach Gulliver fehlen die Krystallschläuche bei Tulipa silvestris, Fritillaria Meleagris, Lilium Martagon, candidum, aurantium, während die meisten anderen Liliaceen reich daran sind; Sparganium ist reich an Rhaphiden, die Typha-Arten krystallfrei. Unter den Lemnaceen[1]) hat keine Wolffia Krystalle, die Lemnen und Spirodelen sind reich an Rhaphidenschläuchen, letztere auch an Drusen.

Die Form der Krystallschläuche und der Krystalle in ihnen ist für manche Abtheilungen, Familien, Arten charakteristisch[2]), jedoch lassen sich allgemeine ausnahmslose Regeln nicht aufstellen. In den meisten Monocotylen-Familien sind ausschliesslich oder ganz vorherrschend Rhaphiden vorhanden, oft in ungeheurer Menge; z. B. Liliaceen, Orchideen, Bromeliaceen u. s. w. Den Allium-Arten fehlen jedoch die Rhaphiden und, soweit bekannt, ausschliesslich krystallführende Schläuche überhaupt. Dafür liegt in den jungen Zwiebelschalen (besonders schön bei A. sativum) in der Mitte jeder Zelle des subepidermalen Parenchyms der Aussenseite ein prismatischer Krystall oder einige verwachsene[3]). In anderen, z. B. den Araceen, Rhaphiden- und Drusenschläuche nebeneinander, oft in demselben Querschnitt. Bei den Irideen kommen nur grosse säulenförmige Einzelkrystalle vor. Während die Musaceen Rhaphidenschläuche haben, kommen bei Marantaceen und Zingiberaceen nur andere Formen der Krystalle vor. — Für die Dicotylen ist das Vorkommen von Drusen oder klinorrhombischen Einzelkrystallen, oder von beiden miteinander, manchmal noch mit Krystallkörnchen, bei gänzlichem Fehlen der Rhaphiden der häufigste Fall. In bestimmten Fällen treten diese aber auch hier ausschliesslich oder vorherrschend auf. Nachstehend seien noch einige Beispiele den vorstehend angegebenen hinzugefügt, für weitere Details auf die citirten Autoren, für die Erscheinungen im Dicotylen-Baste auch auf Cap. XIV verwiesen.

Drusen kommen ausschliesslich oder ganz vorherrschend vor im Laube von Chenopodiaceen, Caryophylleen, Cacteen, Lythrarieen (Gulliver) und sehr vielen anderen Familien; nach Sanio[4]) in dem Baste von Juglans regia, Rhus typhinum, Viburnum Oxycoccos, V. Lantana, Prunus Padus, Punica Granatum, Ptelea trifoliata, Ribes nigrum, Lonicera tatarica.

Klinorrhombische Einzelkrystalle im Laube von Citrus; im Baste der Acer-Arten, Pomaceen, von Quillaja Saponaria, Robinia Pseudacacia, Virgilia lutea, Melaleuca styphelioides, Ulmus campestris, Guajacum, Berberis vulgaris[5]) u. a. m., auch Abies pectinata.

Klinorrhombische Einzelkrystalle und Drusen nebeneinander fand Sanio im Baste von Quercus pedunculata, Celtis australis, Aesculus Hippocastanum, Hamamelis virginiana, Morus alba, Salix cinerea, Fagus silvatica, Populus-Arten, Gleditschia triacanthos, Carpinus Betulus, Ostrya virginica, Corylus Avellana, Tilia parvifolia, Spiraea opulifolia.

Klinorrhombische Einzelkrystalle nebst Drusen und Körnerschläuchen im Baste von Betula verrucosa und Alnus glutinosa (Sanio).

Nur Körnchenschläuche: Sambucus nigra.

---

1) Hegelmaier, Lemnaceen, p. 33.

2) Details siehe für die Rinde dicotyler Gehölze bei Sanio l. c.; für das Laub sehr zahlreiche Einzelheiten bei Gulliver: Annals and Magaz. of nat. history, Vol. XI, XII, XIII, XIV, XV, XVI.

3) Hanstein, Milchsaftgefässe p. 86.

4) Monatsber. d. Berliner Academie, April 1857.

5) Vgl. Sanio, l. c.

allerdings angenommen, dass sie als gegliederte Milchröhren durch Verschmelzung longitudinaler Zellreihen entstehen, eine im allgemeinen jedenfalls unrichtige Ansicht. Wo jedoch, wie z. B. bei Convolvulaceen, Acer, Allium. die hierher gehörigen Schläuche geradlinig übereinander stehen, scheint solche Verschmelzung hie und da streckenweise vorkommen zu können durch Perforation querer Wände oder auch dünner Tüpfelstellen an seitlichen; es ist aber hier immer schwer zu entscheiden und mir in keinem Falle ganz klar geworden, ob die beobachteten Perforationen spontan oder bei der Präparation entstanden sind.

Die hierher zu rechnenden Organe sind folgende. Die milchsafterfüllten Schlauchreihen der Allium-, vielleicht auch der Aloë-Arten; die später (§ 47) zu beschreibenden der Aroideen und Musaceen; die als »Milchsaftgefässe« beschriebenen Schlauchreihen der Convolvulaceen, welchen sich die der Sapotaceen (Sideroxylon, Bumelia, Isonandra) nach Bau und Anordnung nahe anschliessen; die längs der Gefässbündel vieler Cynareen verlaufenden, die von Sambucus, Cinchona und Ladenbergia, Acer. In wieweit die harzführenden Elemente im Parenchym des secundären Coniferenholzes hierher gehören oder zu den Parenchymzellen, muss unentschieden bleiben (vgl. Cap. XIV).

Zweifelhaft mögen hier genannt werden die im § 47 noch zu erwähnenden pigmenterfüllten Schläuche von Sanguinaria, Glaucium, Macleya, die die Gefässbündel der Aloë-Arten begleitenden, Gummiharz führenden Schläuche oder Zellen, endlich die vielerlei mit eigenthümlichen Pigmenten (meist wässerigen Lösungen) erfüllten »Zellen«, wie die der Rheum-Wurzeln, Rubia, u. s. w.

Ueber die genauer untersuchten, hierher zu stellenden Organe sind nachstehende Einzelheiten anzuführen.

1. Bei den darauf untersuchten Allium-Arten, A. Cepa, fistulosum, ascalonicum u. a., entdeckte Hanstein[2]) grosse weite Schläuche, welche er mit den Rhaphidenschlauchreihen anderer Monocotylen als Schlauchgefässe zusammenfasst. Sie sind den letztgenannten Schläuchen, z. B. denen der Amaryllideen, ihrer Gestalt und Anordnung nach sehr ähnlich, im Bau und speciell in der Inhaltsbeschaffenheit aber von ihnen verschieden.

In den Zwiebelschuppen der Laucharten erscheinen sie als zahlreiche, dem blossen Auge eben erkennbare, nervenähnlich verlaufende trübe Längsstreifchen. Sie liegen nahe der Aussenfläche der Schuppe, zwischen der 2. und 3. Parenchymschicht. Die einzelnen Schläuche sind von rundem Querschnitt, weiter als die ihnen fest anliegenden Zellen des benachbarten Parenchyms, viel länger als breit, unter den ebenen Endflächen oft etwas aufgetrieben und zu Längsreihen übereinander gestellt (Fig. 56).

Am Grunde der Schuppe sind sie oft kürzer als oben, nicht selten ausgesackt astig. Aeste verbinden benachbarte Reihen als quere oder schräge Anastomosen mit einander; auch der Länge nach dicht aneinander liegende Schlauchreihen kommen hier vor.

Die Schläuche sind von körnig trüber Flüssigkeit erfüllt, welche auf der Schnittfläche angeschnittener Zwiebeln dem blossen Auge als eine blasse Milch erscheint, im Schlauch selbst zwar trübe, aber immerhin noch durchscheinend ist. Die stoffliche Beschaffenheit dieses Inhalts ist nicht genau untersucht; die nahe liegende Vermuthung, dass sie Knoblauchöl vorzugsweise enthalte, hat sich mir nicht bestätigt. Rhaphiden oder andere weite Krystalle fehlen ihr durchaus. In den nicht allzu alten Schläuchen findet sich ein grosser, etwas längsgestreckter Zellkern. Die Wände der Schläuche sind farblos, ...

1) Unger, Anat. p. 206.

2) l. c. vgl. p. 146.

so dass sie auf Durchschnitten durch die turgescenten Parenchymzellen von der Seite her eingedruckt werden; wo sie letztere berühren glatt oder mit ganz einzelnen kleinen runden Tupfelchen; auf der ganzen Berührungsfläche von zwei Schläuchen untereinander aber, einem groben Sieb ähnlich, mit dicht gestellten runden, — nicht perforirten — Tüpfeln und zwischen diesen liegenden ziemlich dicken Membranstreifen versehen. Dies sowohl an den queren Wänden als den seltener vorkommenden seitlichen Berührungsflächen der Länge nach aneinander liegender Schläuche.

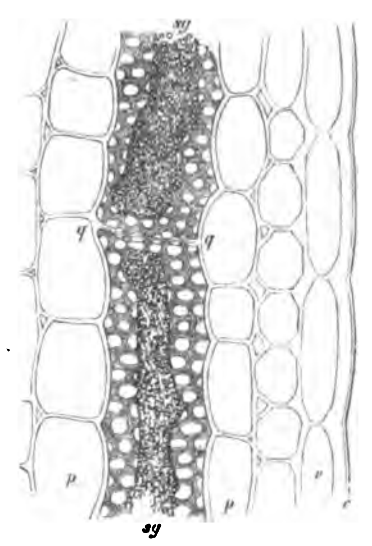


Fig. 56.

In die Laubblätter setzen sich die Schlauchreihen fort; sie haben hier gleiche Lage und gleichen Bau wie in den Zwiebelschuppen, die Schläuche sind aber viel länger gestreckt, die Inhaltsflüssigkeit weniger trübe. Die gleichen Schläuche wie bei Allium sind bis jetzt nur bei Triteleia-Arten gefunden worden (Hanstein).

2. Zweifelhaft bezüglich ihrer Hierhergehörigkeit sind die »Saftbehälter« in den Blättern der officinellen und anderer **Aloë**-Arten. Sie begleiten die longitudinalen Gefässbündel in Form eines die Aussenfläche des kleinen Siebtheils umgebenden, auf dem Querschnitt etwa halbkreisförmigen und mehrreihigen Stranges prismatischer Schläuche, welche mit ebenen Enden zu Längsreihen übereinander gestellt sind. Die Länge eines Schlauches wechselt nach Trécul's Bestimmungen, z. B. bei A. vulgaris von 0,40mm bis 1,30mm, bei beträchtlicher, in genannter Species z. B. 0,10—0,13mm betragender Weite. Sie sind zartwandig und mit einem je nach Species, Standort und Jahreszeit verschieden intensiv gefärbten, oder aber (Aloë arborescens, plicatilis) farblosen »Safte« erfüllt, welcher homogen ist oder kuglige Tropfen in verschiedener Zahl, Grösse und specieller Structur suspendirt enthält. Nach den vorliegenden Angaben können durch Desorganisation einzelner Schläuche Lucken in dem Strange gebildet werden, welche denselben »Saft« enthalten. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass das Gummiharz, welches die officinelle »Aloë« ist, aus diesen Schläuchen stammt, doch ist selbst dieses nicht sicher. Gegen das umgebende Chlorophyllparenchym wird der Strang von einer Schicht anscheinend parenchymatischer, etwas abgeplatteter kleiner Zellen oder Schläuche umringt, welche häufig auch gefärbten Saft enthalten, und in diesen sah Flückiger, bei A. soccotrina, nach langsamem Eindunsten des »klaren, zähen, schön gelben Inhalts« deutliche gelbe (Aloin-?) Tafeln anschiessen. Weitere Details über diese noch genau zu untersuchenden Organe s. bei Unger, Anat. u. Physiol. p. 206; Flückiger, Pharmacognosie p. 106, und sehr ausführlich Trécul, Compt. rendus, 1. Mai 1871, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XIV, p. 80.

Zahlreiche Haworthia-Arten, Aloë ciliaris haben nach Trécul keine Secretschläuche.

3. In den Stengeln von **Sambucus** (S. nigra, S. Ebulus) kommen in der Rinde aussen von den Gefässbündeln, und besonders in der Peripherie des Markes senkrechte Streifen vor, welche beim Trocknen intensiv braun werden und in diesem Zustande für nichts geringeres als Pilze gehalten worden sind.[1]) Nach Dippels Darstellung[2]), welche ich in allen

Fig. 56. Allium Cepa, Längsschnitt durch eine Zwiebelschuppe. e Epidermis. c Cuticula. p Parenchym. Zwischen der 2. und 3. Parenchymschicht zwei aneinanderstossende

1 Vgl. Oudemans, over eene bijzondere soort van buizen in den Vlierstam (Sambucus gra) tot hiertoe voor een fungus (Rhizomorpha parallela Roberge) gehouden. Verslag. k. ad. von Wetenschappen, Natuurkunde, 2. Reihe, Tom. VI (1872).

2 Die milchsaftführenden Zellen der Holunderarten. Verhandl. d. Nat. Vereins f. einland u. Westphalen, Jahrg. 22, p. 1—9, Taf. I (1866).

Hauptpunkten bestätigt fand, bestehen die Streifen aus langgestreckten, spindelformigen, an beiden Enden verjüngten Schläuchen von sehr erheblicher Länge und Breite. Letztere schwankt bei rundem Querschnitt zwischen 0,025mm und 0,164mm (Dippel). Die Lange des erwachsenen Schlauchs gibt Dippel auf meist über 18—20mm, die des einzigen von ihm unverletzt isolirten auf 14mm an. Mir scheint sie beträchtlich höhere Werthe erreichen und selbst der ganzen Länge eines Internodiums gleich kommen, also bis 20 Cm. und mehr betragen zu können, doch ist es schwer dies sicher zu entscheiden, wegen der Schwierigkeit intacter Isolirung. Jedenfalls laufen die beim Trocknen braunen, aus den Schläuchen bestehenden Streifen vielfach durch die ganze Internodienlänge, auch durch die Knoten von einem Internodium in das nächste. Die Membran der Schläuche ist ziemlich zart, farblos, in älteren Internodien verdickt, geschichtet, mit runden oder ovalen, nicht perforirten Tüpfeln. Der Inhalt ist in der Jugend eine trübe, feinkörnige, schon ziemlich zahe Masse welche den ganzen Innenraum erfüllt. In älteren Zuständen ist diese Masse oft ganz oder nur streckenweise wandständig und der Mittelraum alsdann von anscheinend wässeriger Flüssigkeit erfüllt; in alten Theilen nimmt sie homogene, fest-gelatinöse Beschaffenheit und rothbraune Farbe an. Die stoffliche Beschaffenheit dieser Masse ist nicht klar (vgl. Oudemans, l. c.). Sie ist, nach der Reaction auf Eisensalze, stark gerbstoffhaltig; sie quillt in Wasser, Alkohol, Aether, Glycerin, Alkalien, Essigsäure; sie vermindert ihr Volum in Mineralsäuren und Metallsalzen; die meisten Säuren (auch Jod und Schwefelsäure), Alkalien, Metallsalze (mit Ausnahme der Eisenverbindungen) rufen in der noch farblosen Masse braunrothe, Chlorzinkjodlösung blaue Färbung hervor. Karmin- und Anilinfarbstoffe werden von ihr in sehr hohem Maasse aufgenommen.

Die in Rede stehenden sonderbaren Gebilde entstehen, wie Dippel gezeigt hat, aus einer colossal lang werdenden einfachen Zelle. Die Beobachtung ihrer Entwicklung in den jüngsten Internodien führt unzweifelhaft zu dieser Ansicht. In dem alleroberstén Internodium von Sambucus nigra zeigen tangentiale Längsschnitte, welche die peripherische Markzone unverletzt enthalten, in dem Parenchym zerstreute Zellen von der bezeichneten Inhaltsbeschaffenheit, durch die sehr intensive Anilinfärbung leicht deutlich zu machen, in dem Parenchym zerstreut, die längsten dem Internodium fast gleichlang, die kurzesten kaum doppelt so lang als breit. In mehr gestreckten, bis 5mm langen Internodien sind die ersten Schläuche schon beträchtlich verlängert und beginnen neue, theils neben, theils uber den ersten gestellte Zellen die Eigenschaften derselben anzunehmen. Solche Zustande lassen auf den ersten Blick die Entstehung der Schläuche aus Reihen verschmelzender Zellen vermuthen, was sich jedoch durch keine directe Beobachtung bestätigt. An älteren, auch an ganz erwachsenen Schläuchen tritt, zumal nach Einwirkung von Kali[1], leicht eine Trennung der Inhaltsmasse ein in cylindrische, durch helle Querstreifen scharf begrenzte Stucke, welche cylindrischen, in senkrechter Reihe übereinanderstehenden Zellen ähnlich sind, nach den direct zu beobachtenden jungen Entwicklungszuständen aber für nichts anderes als Producte der Reagenswirkung gehalten werden können. Bilder, wie die Figur 9 bei Oudemans l. c., stellen jedenfalls anderes als Entwicklung der Schläuche vor.

4. Die Gummiharz oder »Milchsaft« führenden Schläuche, welche nach Karsten allen Arten der Genera **Cinchona** und **Ladenbergia** zukommen, scheinen sich denen von Sambucus nahe anzuschliessen.[2] Sie stehen wie diese theils in der Peripherie des Markes, theils in der jungen Aussenrinde, dicht bei der Bastschicht. Bei manchen Species (C. heterophylla, obtusifolia u. a.) bleiben sie klein und sind schon in der zweijährigen Rinde schwer kenntlich. In anderen Rinden dagegen, wie den von Cinch. scrobiculata, ovata,

durch die getüpfelte Querwand q—q getrennte Schlauchenden, der Länge nach halbirt. i ihr in Kalilösung geronnener Inhalt. Die hinter diesem liegende Längswand stosst an die eines anderen, tiefer gelegenen Schlauches an und zeigt dem entsprechend die im Text erwähnte Tüpfelung. — Aus Sachs, Lehrb.

---

1) Vgl. Hanstein, l. c. p. 21.

2) Karsten, die medic. China-Rinden Neu-Granadas, Ges. Beitr. p. 382. — Berg, China-Rinden d. Pharm. Sammlg. zu Berlin. — Idem, Atl. d. pharm. Waarenkunde. — Vogl, China-Rinden d. Wiener Grosshandels. — Flückiger, Pharmacognosie, p. 566. —

umbellulifera u. a. abgeleiteten werden sie 100 μ bis über 300 μ, bei C. lancifolia (?) nach Vogl sogar bis gegen 700 μ weit und jedenfalls mehrere Millimeter lang. Soweit ich erkennen konnte, haben sie conische, geschlossene Enden; ihre von Karsten angegebene Entstehung aus Verschmelzung londitudinaler Zellreihen ist jedenfalls noch weiter zu prüfen. Die Schläuche haben eine mässig dicke, nach Kalibehandlung Cellulosefärbung zeigende Wand. Ihr gerbstoffreicher Inhalt wird als im frischen Zustande milchig angegeben, in den trockenen Rinden ist er derart geschrumpft, dass sie grossentheils leer erscheinen.

5. Eine grosse Zahl von **Cynareen**[1]) und manche **Vernoniaceen** haben in Stamm, Blattstiel und stärkeren Blattrippen an der Aussenseite der Gefässbündel, resp. des dieselben begrenzenden Faserstrangs eine Gruppe von Schläuchen, erfüllt mit einer durch zahlreiche Harz ? -Tröpfchen milchigen Flüssigkeit, welche auf Schnittwunden wohl auch in Form kleiner weisser Milchtröpfchen austritt und für das blosse Auge sichtbar ist. In alten Schläuchen ist der Inhalt zu einem sehr klebrigen Strange zusammengeflossen. Bei manchen Arten, z. B. Lappa, Cirsium lanceolatum, stehen die Schläuche nicht nur am äussern, sondern auch am innern Rande der Gefässbündel. Die Schläuche selbst haben spindelförmige Gestalt, sie sind an beiden Enden geschlossen, erreichen in der erwachsenen Pflanze eine erhebliche, 3—4^{mm} überschreitende Länge, und haben mässig starke, keine hier bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit zeigende Membran.

Die genannten Schläuche kommen bestimmten Arten resp. Genera zu und fehlen anderen. Trécul fand sie bei Cirsium arvense, oleraceum, lanceolatum, anglicum, palustre, praealtum; Carduus nutans, crispus, tenuiiflorus; Onopordon acanthium; Carlina vulgaris, longifolia, salicifolia; Jurinea alata, Notobasis syriaca, Tyrimnus leucographus; Galactites tomentosa, Duriaei, Silybum marianum, Echenais nutans, Arctium lanuginosum; Lappa communis; — Vernonia eminens, noveboracensis, praealta; — sie fehlen dagegen, genanntem Autor zufolge, bei Vernonia flexuosa Sims. und den Cynareen der Genera Cynara, Rhaponticum, Acroptilon, Serratula, Carduncellus, Centaurea.

6. Die nach ihrem milchigen Inhaltsgemenge gewöhnlich als Milchsaftgefässe bezeichneten Secretschläuche der **Acer**-Arten[2]) sind von cylindrisch-prismatischer Gestalt, durchschnittlich etwa 1^{mm} lang und 50—60 μ breit bei A. platanoides), und in Reihen senkrecht auf einander gestellt. Ihre farblosen Cellulosewände sind in der Regel völlig geschlossen, die aufeinander sitzenden Endflächen horizontal oder schräg, die Seitenflächen vielfach kurz ausgebuchtet und mit den tüpfelartig-dünnwandigeren Ausbuchtungen theils zwischen die Grenzflächen benachbarter Parenchymzellen, theils an die Seitenwände anderer gleichnamiger Schläuche gedrängt. In der Flächenansicht erscheinen die dünnwandigen Ausbuchtungen als breite, runde oder quer elliptische zartumschriebene Tüpfel, glatt, nicht gegittert. Eine Perforation der Endflächen sah ich nie. Die von Hanstein angegebene offene seitliche Communication zweier benachbarter Schläuche mittelst perforirter seitlicher Ausbuchtungen konnte ich auf nicht macerirten Schnitten auch nicht finden; öfters dagegen ganz in der von Hanstein, l. c. Fig. 6, dargestellten Form an Macerationspräparaten, auch wenn solche (von A. platanoides) nur durch Kochen in Wasser erhalten worden waren. Die durch das Kochen zu Klumpen coagulirten Inhaltsmassen zweier Schläuche hingen durch eine kurze, einen entsprechenden Kanal locker ausfüllende Querbrücke unmittelbar zusammen. In wieweit diese Zustände in der lebenden Pflanze vorhanden oder Producte der Maceration, d. h. durch Ruptur einer geschlossenen seitlichen Ausbuchtung beim Kochen entstanden sind, muss ich unentschieden lassen.

Die Schläuche stehen einzeln oder in 2—4zähligen Gruppen, rings von Parenchym umgeben, an der Grenze zwischen dem Siebtheil des Gefässbündels und des diesen aussen umgebenden Sklerenchymfaserbündels, an der Stelle also, wo bei anderen Pflanzen die Erstlings-Siebröhren (vgl. Cap. VIII) stehen; und zwar finden sie sich sowohl in der primären Rinde der Zweige als auch im Blattstiel und in den Blattrippen. Ueber diese hinaus in das Blattparenchym treten sie nicht, eben so wenig werden ihrer in der secundären Bastschicht neue gebildet. Unter den untersuchten Arten sind sie am grössten und zahlreichsten bei

1) Trécul, des vaisseaux propres . . . des Cynarées laiteuses . . . L' Institut 1862, p. 266. Vogl, Ueber Milchsaftgefässe in der Klette. Bot. Ztg. 1866, p. 193.

2) Hartig, Naturgesch. d. forstl. Culturpflanzen p. 545. Bot. Ztg., 1862, p. 98. Hanstein, l. c.

A. platanoides. Sie sind in den Internodien sehr früh entwickelt und scheinen vorwiegend für die Jugendstadien derselben Bedeutung zu haben, bleiben jedoch, nach Hartig, in den Aesten von A. platanoides ungefähr 10 Jahre lang safterfüllt. Bei A. saccharinum und monspessulanum scheint ihr Saft nach Hartig nicht milchig zu sein.

7. Die eigenartigen Harze der **Convolvulaceen**[1]) kommen theils als ziemlich homogene Massen, theils und vorzugsweise, mit wässerigen Lösungen milchige Gemenge bildend, in Schläuchen vor, welche nach der letztgenannten Beschaffenheit ihres Inhalts ebenfalls meist »Milchsaftgefässe« genannt worden sind.

Die Schläuche sind bei allen untersuchten krautigen Arten beobachtet; sie finden sich je nach der Species in Stamm, Wurzeln, Blattrippen oder nur in einzelnen dieser Theile, vorwiegend in der parenchymatischen Rinde und im Baste der Stengel und Wurzeln. Sie sind zu Reihen übereinander gestellt, welche die Theile der Länge nach durchziehen und vereinzelt oder zu vielen dicht bei einander stehen; letzteres zumal in der Knollenwurzel von Ipomoea Purga, wo sie zahlreiche Ringzonen bilden[2]).

Der einzelne Schlauch einer Reihe ist in wenig gestreckten Gliedern, z. B. den genannten Knollenwurzeln kurz, nicht länger oder selbst kürzer als breit; in gestreckten Internodien erreichen sie eine erhebliche Länge, gestreckt cylindrische Form mit ebenen oder wenig geneigten Endflächen.

Der Inhalt der Schläuche ist eine mit wässriger Flüssigkeit in verschiedenem Maasse gemengte, daher je nach dem Einzelfall verschiedenes Aussehen zeigende Harzmasse (vgl. Trécul, l. c.), er ist in vielen untersuchten Fällen gerbstoffhaltig. Die Wände sind dünn, homogen, augenscheinlich weich und zeigen, soweit untersucht, keine Cellulosefärbung. Durch Jod und Schwefelsäure werden sie gelb, längere Einwirkung der Säure zerstört sie nicht.

Auf dem frischen Durchschnitt durch die schlauchführenden Theile quillt der Inhalt der Schläuche als »Milchsaft« um so reichlicher vor, je länger und je zahlreicher diese sind. An frischen Pflanzen scheint hierbei öfters der Druck des angrenzenden turgescenten Parenchyms, welcher die milchige Flüssigkeit aus den angeschnittenen Schläuchen auspresst, auch die vom Schnitte nicht getroffenen Querwände sprengen und den Inhalt tiefer gelegener Glieder einer Schlauchreihe aus der Schnittwunde hervorpressen zu können. Von einer Perforation oder Auflösung der Querwände innerhalb der lebenden Pflanze und einer hierdurch bewirkten Entstehung langer Schläuche aus der Verschmelzung kurzer konnte ich mich (nach Untersuchungen an Stengeln und Rhizomen von Convolvulus arvensis, Calystegia sepium, dahurica, Pharbitis hispida) eben so wenig überzeugen, wie von den von Vogl angegebenen genetischen Beziehungen zwischen langen Schläuchen und Siebröhren.

8. Die Behälter der milchigen Secrete bei den **Sapotaceen** sind denen der Convolvulaceen in vieler Beziehung ähnlich. Da dieselben noch wenig bekannt sind, sei hier ein Bericht des Herrn K. Wilhelm über eine von ihm ausgeführte Untersuchung derselben eingeschaltet. Dieselbe erstreckte sich zunächst auf Bumelia tenax W. und Sideroxylon mastichodendron Jacq., mit welchen, soweit die Vergleichung getrockneten Materials ein Urtheil gestattet, Isonandra Gutta im Wesentlichen übereinstimmt.

Der Milchsaft genannter Pflanzen befindet sich in vollständig geschlossenen Schläuchen, welche stets von parenchymatischen Elementen umgeben und von diesen wesentlich nur durch ihren Inhalt verschieden sind. Für die Innenrinde trifft dies wörtlich zu; die hier befindlichen Milchsaftbehälter besitzen genau Form und Grösse der benachbarten Parenchymzellen. In der Aussenrinde und im Marke sind die milchsaftführenden Elemente vor den übrigen gewöhnlich auch noch durch beträchtliche Länge und Weite, sowie durch ihre Anordnung in einreihige Stränge ausgezeichnet, welche in der Längsrichtung des betreffenden Axentheils verlaufen und sich bis in die Nähe des Vegetationspunktes verfolgen lassen. Aussenrinde und Mark sind somit durchzogen von einzelnen, wenigstens in den jüngsten Stammtheilen radial und tangential senkrecht gestellten milchsaftführenden Schlauchreihen, welchen vom Scheitelmeristem her stets neue Elemente

1) Trécul, Des laticifères des Convolvulacées. Comptes rend. T. LX, (1865), p. 823. — Vogl, Ueber Convolvulus arvensis. Schriften d. Wiener Zoolog. Bot. Gesellsch. 1863, p. 2.. — Idem, Zur Kenntn. d. Milchsaftorgane d. Pfl. Pringsh. Jahrb. Bd. V, p. 31.

2) Vgl. Berg, Atlas, Tab. XXIII.

zugefügt werden. In dem Maasse, als die Reihen im Stamme abwärts steigen, wird ihre ursprüngliche parallele Anordnung durch die Vermehrung des parenchymatischen Zwischengewebes gestört, sie erleiden Zerrungen und Knickungen — der Zusammenhang ihrer einzelnen Glieder bleibt aber nichts destoweniger erhalten, und ebenso ihr Charakter als Reihen distincter Schläuche. Es kam kein einziger Fall zur Beobachtung, welcher die Annahme einer, in der lebenden Pflanze stattgehabten Verschmelzung benachbarter Röhrenglieder als typisches Vorkommniss nothwendig gemacht, oder zu derselben auch nur berechtigt hätte.

Auch in der Innenrinde, im Siebtheil des Gefässbündelringes, konnte eine Verschmelzung von nebeneinanderliegenden oder mit ihren Enden sich berührenden Milchsaftschläuchen zu umfangreicheren Behältern mit Sicherheit niemals nachgewiesen werden. Auf Tangentialschnitten zeigt der ersteren Anordnung keine Regelmässigkeit; dieselben liegen gewöhnlich zerstreut und vereinzelt, mitunter allerdings auch zu mehreren neben oder über einander, zwischen gleich grossen und gleich geformten Parenchymzellen. Auf Radialschnitten scheinen sie zuweilen längere, senkrechte Stränge zu bilden. Die genaue Untersuchung und Vergleichung entsprechender Querschnitte lehren aber, dass sie niemals, oder doch nur in seltenen Fällen und dann immer nur zu wenigen, derselben, sondern allermeistens verschiedenen Radialebenen angehören.

In dem Maasse, als die Milchsaftschläuche des Bastringes der Aussenrinde zurücken, geht die Milchsaftnatur ihres Inhaltes verloren; derselbe erscheint immer wässeriger, sie selbst werden mehr und mehr zusammengedrückt und schliesslich unkenntlich.

Die eben angeführten Verhältnisse der Verbreitung und Anordnung der Milchsaftbehälter gelten auch für den Blattstiel. In der Blattlamina treten Milchsaftschläuche als Elemente oder Begleiter der Nerven, hie und da auch vereinzelt im Parenchym auf, und sind hier stets durch beträchtliche Grösse ausgezeichnet. —

Die Membran des einzelnen Milchsaftschlauchs, dieser mag der Aussen- oder Innenrinde angehören, im Marke liegen oder dem Blatte entnommen sein, zeigt sich in den allermeisten Fällen überall von gleichmässiger Dicke. Diese ist in der Regel sehr gering, gleich derjenigen der angrenzenden Parenchymzellen oder selbst noch geringer. Nur an manchen Schläuchen der Innenrinde bemerkte ich theilweise Verdickungen der Wände; die letzteren erschienen an manchen Stellen verbreitert, wie gequollen, und solchen Stellen entsprach gewöhnlich eine leise Vorwölbung der Zelloberfläche. — Im Uebrigen sind die Membranen der Milchsaftschläuche farblos und bläuen sich mit Chlorzinkjod, meistens aber weniger stark und weniger rein, als diejenigen des umliegenden Parenchyms. —

Der Inhalt der Milchsaftschläuche besitzt theils den Charakter einer Emulsion, und erscheint als solche bei auffallendem Lichte weiss, unter dem Mikroskope als feinkörnige, dunkle Masse — so ausnahmslos in den Behältern der Innenrinde —; theils bildet er homogenen Harzmassen ähnliche, mehr oder minder lichtbrechende Pfropfen, meist farblos, oder schwach gelblich, das Schlauchlumen vollständig erfüllend. Diese Pfropfen lassen sich aus Schnitten unter Wasser leicht isoliren und auf ihr Verhalten gegen Lösungsmittel untersuchen. Sie kommen hauptsächlich in der Aussenrinde vor. Schwefelkohlenstoff, Chloroform und Benzol lösen ihre Masse nahezu vollständig; Aether hinterlässt einen ziemlich beträchtlichen, körnigen Rückstand. Alkoholische Jodlösung färbt goldgelb. Alkoholzusatz macht das harzige Aussehen verschwinden und die Masse selbst dunkel und feinkörnig. — Bringt man konzentrirte Schwefelsäure zu frisch aus dem Schnitt isolirten Milchsaftstückchen, so zerfliessen diese allmählich unter Gelbfärbung; verdünnte Schwefelsäure bewirkt zunächst Quellungen, indem aus der Substanz homogene Tropfen vortreten, deren Aussenrand bald undeutlich wird, deren Substanz in der umgebenden Flüssigkeit allmählich zerfliesst und diese gelb färbt. Hiebei bleibt der ursprüngliche Contour des Milchsaftstranges erhalten, es scheint also eine Substanz ausgezogen worden, die andre dagegen ungelöst geblieben zu sein. Letztere wurde in mehreren Fällen auch nach längerem (bis zweitägigem) Liegen in Schwefelsäure noch ungelöst vorgefunden. — Kalilauge bewirkte keine augenscheinliche Veränderung. —

In manchen Milchsaftschläuchen der Aussenrinde begegnet man einem dunkel erscheinenden Inhalt, welcher aus zahlreichen Tröpfchen verschiedenster Grösse besteht und in Wasser augenblicklich zerfliesst. Man ist versucht, anzunehmen, dass die ersterwähnten harzartigen Inhaltsmassen sich allmählich aus diesem in Wasser leicht zerfliesslichen

»Milchsaft« herausbilden — sie finden sich aber schon in den obersten Stammregionen, knapp unterhalb des Vegetationspunktes. — Immerhin verdient die Erscheinung Beachtung, dass jene harzartigen Pfropfen in der Aussenrinde nach Behandlung mit Alkohol ein Aussehen annehmen, welches mit demjenigen des Inhaltes der Innenrindenschläuche auffallend übereinstimmt. Dieser lässt sich durch Erwärmen mit verdünnter Kalilauge vollständig in Lösung bringen; bei schwächerer Einwirkung bilden sich aus ihm zuweilen zahlreiche kleine oder einzelne grössere Krystalle, welche nach Zusatz von Essigsäure rasch verschwinden.

Die Milchsaftbehälter des Markes wurden nicht näher auf ihren Inhalt untersucht; derselbe stimmte optisch mit demjenigen der Schläuche in der Aussenrinde vollkommen überein. —

4. Gerbstoffschläuche.

§ 35. Die massenhafte Ablagerung von **Gerbstoff** in den Schläuchen von Sambucus legt den Gedanken nahe, auch andere reichlich gerbstoffführende Schläuche oder Zellen in die Kategorie der Secretschläuche zu stellen. Freilich ist das reichliche Vorhandensein des Körpers allein hierfür nicht massgebend, da er sich ja auch anderwärts, in den Epidermiszellen und bei vielen, zumal Holzgewächsen ganz besonders in dem assimilirenden amylumbildenden Parenchym findet und es nach den vorliegenden Kenntnissen zum mindesten unentschieden ist, ob er hier als Abscheidung aus dem aufbauenden Stoffwechsel auftritt, etwa wie Kalkoxalat, oder ein integrirendes Uebergangsglied desselben ist. Auch ist abgesehen von dem Gerbstoffgehalt über den Bau und insbesondere die Inhaltsbeschaffenheit der eventuell als Gerbstoffschläuche zu unterscheidenden Organe zu wenig bekannt, um entscheiden zu können, ob und wo sie als secretführende Schläuche oder nur als gerbstoffreiche Parenchymzellen zu betrachten sind. Es giebt aber eine Anzahl von Organen, welche, soviel aus den vorliegenden Daten hervorgeht, einerseits anscheinend die Eigenschaften von Zellen verloren haben, andrerseits Ablagerungsorte für noch genauer zu untersuchende Stoffgemenge sind, unter welchen Gerbstoff für die derzeit angewendeten Reagentien die hervorragendste Stelle **dauernd** einnimmt, Organen, welche ferner in vielen Fällen nach ihrem frühzeitigen Auftreten und ihrer Stellung zu den Gefässbündeln den Secretschläuchen von Sambucus, der Cynareen, Acereen, u. a. m., auch manchen intercellularen Secretbehältern entsprechen und daher möglicher Weise Vertreter derselben sind. Vorbehaltlich genauerer Untersuchung, und mit Ausschliessung aller Amylum neben dem Gerbstoff enthaltenden, seien diese Organe hier als **Gerbstoffschläuche** angeführt.

Sie finden sich als langgestreckte Schläuche, zumal in der Nähe der Gefässbündel, in dem Parenchym des Stammes und Petiolus vieler Farne (Marsilia, Polypodiaceen, Cyatheaceen, Marattiaceen u. s. w.[1])).

Aus Monocotyledonen-Familien sind die Aroideen und Musaceen zu nennen, mit den im Cap. VI zu beschreibenden, die Gefässbündel begleitenden Schlauch-

1) v. Mohl, Baumfarne, Verm. Schriften, p. 113. Martius, Icones pl. Crypt. Brasil. Taf. XXXI u. XXXIII. Vgl. auch Karsten, Vegetationsorgane d. Palmen, l. c. p. 205. — Trécul, Comptes rend. Mai 1871 u. Annales sc. nat. 5. Sér. Tom. XII, 373. — Russow, Vergl. Untersuchungen. —

reihen. Auch die aus verschmolzenen Schläuchen bestehenden Milchröhren dieser Gewächse werden sich wohl besser hier als den übrigen Milchröhren des Cap. VI anschliessen.

Von Dicotyledonen sind mit Sicherheit hier zunächst einige Leguminosen zu nennen. Bei Phaseolus multiflorus fand Sachs[1]) in dem Siebtheile der primären Gefässbündel des Stengels und der Blätter (aber nicht in die Wurzel fortgesetzt) einzeln oder in kleinen Gruppen stehende senkrechte Reihen prismatischer Gerbstoffschläuche. Sie bilden im Querschnitt eine unterbrochene Bogenreihe. Eine ebensolche zeigt an dem gleichen Orte der Querschnitt der Zweige von Robinia Pseudacacia.[2]) Die Schläuche sind hier etwa 6—8 mal so lang als breit, cylindrisch, mit abgerundeten Enden versehen und nur mit dem ebenen Mittelstück der Endflächen auf einander gesetzt. Eine Gruppe von etwas weiteren und langgliedrigern gerbstofferfüllten Schlauchreihen steht bei diesem Baume im Mark dicht vor jedem Gefässbündel; dazu kommen noch im Marke zerstreute kurze Schläuche.

Viele, nicht alle Leguminosen sind reich an Gerbstoff und dieser in mannichfaltiger, für die einzelnen Arten, Genera u. s. w. sehr beständiger Weise in den Geweben vertheilt, unzweifelhaft vielfach in nicht hierhergehörigen. Für die Rosifloren gilt das Nämliche. Ob es sich in manchen der zahlreichen von Trécul aufgezählten Fälle des Gerbstoffvorkommens auch um Secretschläuche handelt, bleibt zu untersuchen.[3])

Capitel IV.

Tracheen.

§ 36. Unter dem in der Ueberschrift angegebenen Namen soll die Gesammteit jener Gewebeelemente zusammengefasst werden, welche dadurch charakerisirt sind, dass mit ihrer Differenzirung aus dem Meristem die Wände faserörmig oder mit Hoftüpfeln oder selten mit Querbalken verdickt werden und in erschiedenem Grade verholzen; und dass fast gleichzeitig hiermit der gesammte rotoplasmakörper und geformte Inhalt der Zellen, aus welchen sie hervorgehen, öllig verschwindet und ersetzt wird durch Luft oder durch klare wässerige lüssigkeit. Die grösseren, in die Länge gestreckten hierher gehörigen Röhren ind bereits von den alten Anatomen[4]) unterschieden worden als Tracheen, efässe, Röhren (Vasa, Tracheae, Fistulae). Neuere Untersuchungen[5]) haben

---

1) Unters. über d. Keimung d. Schminkbohne. Wien (Acad.) 1859.

2) Hartig, Forstliche Culturpfl. p. 546.

3) Vgl. Trécul, Du tannin dans les Légumineuses. Cpt. rend. LX, 225. — Du tannin ans les Rosacées. Ibid. p 1035. — S. auch Sanio, Bem. über den Gerbstoff u. s. Verbreing etc. Bot. Ztg. 1863, p. 17. — Wigand, ibid. 1862, p. 121. —

4) Malpighi, Grew, Anat. plant. Vgl. Treviranus, Physiol. I, 82. Link, Philosoph. bot. 90 ff.

5) Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 113. Caspary, Monatsber. d. Berliner Acad. Juli 1862. ispary nennt die hier als Tracheiden bezeichneten Organe, soweit sie Gegenstand seiner ltersuchung sind, Leitzellen.

zweierlei Unterarten kennen gelehrt, welche nach Sanio's Vorgang unterschieden werden sollen als 1) **Tracheiden** und 2) **Gefässe** (Vasa) oder **Tracheen** im engern Sinne des Wortes. Ich will mich in diesem Buche des Namens Tracheen nur als Collectivbezeichnung für beide, und speciell auch in den Fällen bedienen, wo es nicht sicher entschieden ist, ob eine Röhre der einen oder der andern Unterart angehört.

Wie in späteren Capiteln ausführlich zu erörtern sein wird, sind die Hauptorte des Vorkommens der Tracheen die Gefässbündel und Holzkörper. Es möge jedoch zur Verständigung bereits hier kurz darauf hingewiesen werden, dass die angegebenen Orte keineswegs die einzigen sind, an welchen Tracheen gefunden werden. Tracheiden stehen vielmehr bei manchen Pflanzen vereinzelt im Parenchym (§ 55) und bilden die für die Luftwurzeln epiphyter Orchideen characteristische Wurzelhülle[1]).

Gefässe und Tracheiden stimmen in den allgemeinen Erscheinungen des Baues überein, beiden kommen die gleichen mannichfaltigen Specialformen dieses zu, zwischen beiden finden sich Uebergangsformen, welche zumal bei dem secundären Holze (Cap. XIV) zu besprechen sein werden. Der Unterschied beider liegt lediglich in der Art der Verbindung der Elemente miteinander und in bestimmten Erscheinungen der Wandstructur und wird bei der Beschreibung dieser angegeben werden.

Die Wände sind, wie schon angedeutet, immer unterbrochen-verdickt, die Verdickungsmasse, den bekannten Regeln für die Zellmembranen[2]) entsprechend, entweder getüpfelt oder faserförmige Streifen bildend oder beides. Die Verdickungsform ist entweder auf der ganzen Wand eines Elements und selbst vieler in Continuität stehender die gleiche, oder sie ist an verschiedenen Stellen einer Wandfläche oder auf den verschiedenen Seiten einer Röhre verschieden, je nach der Beschaffenheit der angrenzenden Gewebe; Differenzen, welche besonders reichlich im secundären Holze (Cap. XIV) gefunden werden. Gefässe, an welchen diese Verschiedenheiten hervortreten, wurden als gemischte (Vasa mixta) bezeichnet.[3])

Die nicht oder minder verdickte Wandpartie der Tracheen ist immer eine sehr zarte, man kann fast sagen unmessbar dünne Haut.

Nach der Form der Verdickungsmasse unterscheidet man 1) **Tracheen mit faserförmigen Verdickungsstreifen** und unter diesen

a) **Spiralfasertracheen** (Spiralgefässe),
b) **Ringfasertracheen** (Ringgefässe),
c) **Netzfasertracheen** (Netzgefässe),

2) **Getüpfelte** oder punktirte Tracheen,
3) **Querbalken** führende Tracheen (Tr. trabeculatae).

---

1) Es braucht kaum gesagt zu werden, dass, bei der Ausdehnung des Begriffs Tracheen über alle durch die angegebenen Structureigenschaften übereinstimmenden Gewebeelemente ohne Rucksicht auf den Ort ihres Vorkommens, auch die bekannten luft- oder wasserführenden, meist faserig verdickten Elemente der Sphagnum- und Leucobryaceenblätter zu den Tracheen und zwar grösstentheils zu den Tracheiden gehören. Vgl. über diese Elemente der Moose Mohl, Verm. Schr. p. 294, und Schimper, Monograph. d. Torfmoose.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle § 25. Sanio, l. c.

3) Vgl. P. Moldenhawer, Beitr. p. 185. Mohl, Verm. Schriften, p. 278, 279.

Die unter 1) a bezeichneten Spiralfasertracheen wurden durch Mirbel und P. de Candolle (Organogr. I), auf Grund unrichtiger Vorstellungen über ihren und der anderen Formen Bau, als Trachées katexochen bezeichnet, die Ring- und Netzgefässe als fausses trachées oder gestreifte Gefässe, Vaisseaux rayés, letztere übrigens auch mit getüpfelten verwechselt.

Die genannten Formen, zumal die faserigen, gehen öfters in einander über zur Bildung von Vasa mixta; die getüpfelten Tracheen zeigen, wie später ausführlicher anzugeben sein wird, in vielen Fällen Vorsprünge der Innenfläche in Form von meist schraubenlinig (spiralig) verlaufenden Fasern, seltner in Form das Lumen durchsetzender, die sub 3) angeführte Form charakterisirender Querbalken.

§ 37. Bei den faserförmig verdickten Wänden springen die Verdickungsstreifen von der unverdickten Membran aus nach innen vor, meistens als relativ schmale und flache Bänder, von elliptischem oder gerundet-rechteckigem, bis ohngefähr quadratischem Querschnitt, in Richtung des (senkrecht zur Wandfläche stehenden) Tiefendurchmessers schwächer oder nicht stärker entwickelt als in Richtung ihres Breitedurchmessers (vgl. Fig. 56, 57). Manchmal sind sie sehr flache, breite, alsdann öfters von kurzen, schmalen Spalten oder Vertiefungen der Innenfläche durchbrochene Platten, z. B. bei den Spiral- und Ringröhren von Commelina tuberosa[1]), selten tiefer als breit, z. B. die dicht gewundenen Fasern der später entwickelten Spiralgefässe im Stamme von Artanthe elongata und anderen holzigen Piperaceen, und besonders die wie scharfe Leisten tief in den Innenraum einspringenden Ring- und Spiralstreifen in den Tracheen des Stammes vieler Cacteen[2]) und der Blätter mancher Mesembryanthema, z. B. M. stramineum. Eine minder häufige, den behöften Tüpfeln entsprechende Form der Faser ist die, dass der Querschnitt die Form eines kurzarmigen liegenden ⊢ hat und die Faser mit dem freien Ende des unpaaren (hier horizontalen) Arms von der dünnen Wand entspringt. So bei den dicht gewundenen, in Netzform übergehenden, erst mit vollendeter Streckung des Internodiums ausgebildeten Spiralfaserröhren mancher holzigen Stämme, wie Artanthe elongata, Nerium, Convolvulus Cneorum. Der unpaare Arm ist in diesen Fällen wohl immer kleiner als die beiden andern, bei genannter Artanthe sehr unscheinbar im Vergleich zu dem tief einspringenden übrigen Theile.

Die Spiralfasertracheen zeigen in der Zahl der Fasern, der Steilheit und der Richtung ihrer Windungen erhebliche Verschiedenheiten. Die Zahl beträgt, zumal in den engen, bei der beginnenden Gewebedifferenzirung zuerst gebildeten Röhren oft nur 1—2, in anderen 4 und mehr, sie steigt in manchen Fällen, z. B. Blattstiel von Musa, auf 16—20. Die Steilheit der Windungen ist am grössten bei den Röhren, die sich am frühesten, vor vollendeter Streckung des Theiles, dem sie angehören, ausbilden, indem bei ihnen die Windungen durch die Streckung, welche die Röhre noch erleidet, auseinandergezogen werden.[3]) Es kann hierbei selbst spontane Ablösung (Abreissung?) der Faser

1) Mohl, Ueber den Bau der Ringgefässe. Verm. Schriften, p. 285.

2) Schleiden, Mém. prés. Acad. St. Pétersbourg, Sér. VI, Tom. IV. Vgl. Grundzüge I, 1. Aufl., 259. Trécul, Ann. sc. nat. 4e Série, Tom II, pl. 19.

3) v. Mohl, Veget. Zelle, p. 26.

von der längswachsenden Wand eintreten. [1]) Entwickelt sich die Röhre später, mit oder nach vollendeter Streckung des Gliedes, so sind die Windungen

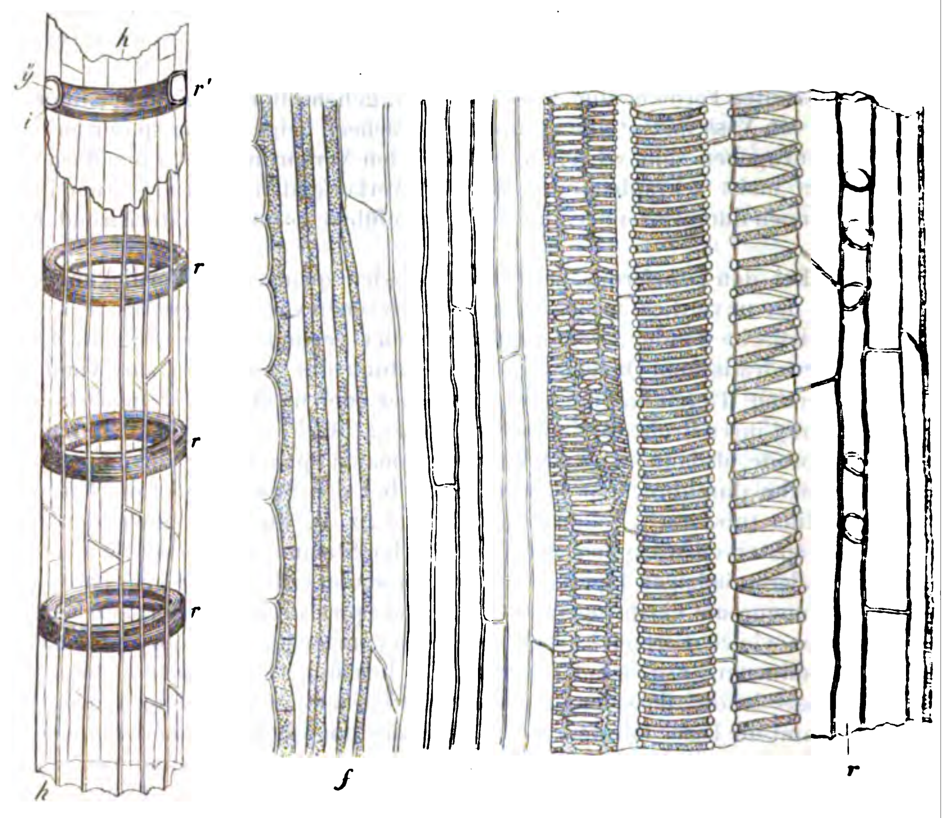


Fig. 56. Fig. 57.

weniger steil; bei Vorhandensein mehrerer Fasern sind diese alsdann bis auf minimale Zwischenräume einander genähert.

Die Windungen steigen in den meisten Fällen (von aussen betrachtet) von

Fig. 56. Stück eines Ringgefässes aus dem Stengel von Zea Mais. *h* die dünne Wand auf welcher die Grenzen der anliegenden Zellen sichtbar sind. *r* Ringfasern. *r'* eine solche durchschnitten, *i*, *y* die Schichten derselben (550). Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 57. Saururus cernuus. Stück eines radialen Längsschnitts durch ein Gefässbündel des Laubstengels. *r* innerstes, enges verzerrtes Ringgefäss. Nach Links davon successive 1) Spiralgefäss mit locker gewundener einfacher, an zwei Stellen ringförmig in sich zurücklaufender Faser, die dünne Wand zwischen den Faserwindungen eingesunken. 2) Spiralgefäss mit sehr engen flachen Windungen, mit Ausnahme des obersten Randes der Länge nach halbirt. 3) leiterförmiges Netzgefäss. *f* Sklerenchym- (Bast-)Fasern. Die Windungen der Spiralfaser steigen in der Zeichnung in umgekehrter Richtung an wie in Wirklichkeit (375).

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch. p. 91. Hiermit ist nicht zu verwechseln die »Abrollung« der Spiralfasern, welche beim Zerreissen eines Theiles eintritt und die hiernach oft erwähnte »Abrollbarkeit« der Spiralgefässe. Sie hat einfach ihren Grund darin, dass bei Zerrung die zarte unverdickte Membran reisst, die zähe Faser, an welcher die zarten, leicht zu übersehenden Fetzen der zerrissenen Haut hängen, gestreckt wird.

der Rechten zur Linken an, also wie die Windungen einer linksgewundenen Schraube, nach der in der Botanik eingeführten Terminologie rechtsläufig. Die umgekehrte Richtung findet sich bei Pinus silvestris (Mohl); in dem Holze von Vitis vinifera, Berberis vulgaris, Artemisia Abrotanum, Bignonia capreolata sind die innersten erstgebildeten Röhren rechtsläufig die äusseren später entstehenden linksläufig. Wo die Spiralfaser unterbrochen ist, können selbst beide entgegengesetzte Richtungen in verschiedenen Höhen eines Gefässes vorkommen, z. B. Stengel von Cucurbita[1]).

Die Spiralfasern sind nicht selten, zumal bei den dichter gewundenen Formen, gegabelt oder ihre Windungen durch schräge oder senkrechte Faserstreifen brückenartig verbunden. Eine nicht minder häufige Erscheinung ist diese, dass eine Faser an den Enden einer Röhre oder anderwärts ringförmig in sich zurückläuft. Mit diesen Erscheinungen ist die Reihe der zahlreichen Uebergänge zwischen den Spiralröhren und den Ring- und Netzröhren bezeichnet und zugleich für letztere eine Anzahl specieller Formen des Netzes angegeben. Hinzuzufügen ist noch für die Ringröhren, dass die Distanz der Ringe den gleichen Regeln folgt wie die Steilheit der Spiralfaserwindungen. Für die Netzröhren kommt zu den vorstehend angedeuteten eine mannichfaltige Reihe specieller Gestaltungsverhältnisse des Netzes. Netzröhren, deren Maschen quergestreckt und auf einer Wandfläche reihenweise über einander gestellt sind, den Sprossen einer Leiter vergleichbar, sind Leiter- oder Treppengefässe genannt, mit den ähnliche Wandflächen zeigenden Tüpfelgefässen übrigens vielfach confundirt worden (vgl. Fig. 56).

Einzelne Besonderheiten der Tracheiden in der Hülle der Orchideenwurzeln werden noch im § 56 anzuführen sein.

§ 38. Es ist aus der allgemeinen Zellenlehre genugsam bekannt, dass zwischen netzfaserig verdickten und getüpfelten Membranen nur die relative Grösse der ungleich verdickten Membranstücke einen allgemeinen Unterschied begründet und dass daher eine scharfe Grenze zwischen beiden Formen nicht besteht. Die Wand der getüpfelten Tracheen zeigt theils einfache, d. h. des Hofs entbehrende Tüpfel, theils Hoftüpfel.

Tüpfel nennt man eine Lücke in der nach innen vorspringenden Wandverdickung, welche Lücke aussen durch ein nicht oder nur schwach verdicktes Membranstück verschlossen ist. Dieselbe stellt einen je nach der Mächtigkeit der Verdickung verschieden langen, die Wand quer durchsetzenden Canal dar. Ist der Canal überall gleich weit oder nach aussen verengt, so ist der nicht behofte Tüpfel vorhanden. Hoftüpfel nennt man dagegen diejenigen, bei welchen sich der Canal nach aussen gegen das unverdickte Membranstück hin plötzlich erweitert, so dass dieses breiter ist als der an den Innenraum grenzende Theil des Canals. In der Flächenansicht der Wand sieht man rings um den Umriss des Canal-Querschnitts, den Umriss des unverdickten Membranstückes als einen Hof (halos), Tüpfelhof (Fig. 58). Der erweiterte Aussentheil des Tüpfels, dessen Flächenumriss der Hof ist, heisst Tüpfelraum, an dem Canal selbst kann man unterscheiden die in den Tüpfelraum führende äussere und die an das Lumen grenzende innere Mündung (vgl. Fig. 59—60). Der Tüpfelraum

---

1) v. Mohl, Verm. Schriften p. 287, 321. — Sanio, l. c. p. 124.

ist in den meisten Fällen ursprünglich und oft dauernd, etwa von der Gestalt einer planconvexen Linse (»halblinsenförmig«), weil die ihn einerseits begrenzende Aussenfläche der Membranverdickung concav das andrerseits angrenzende

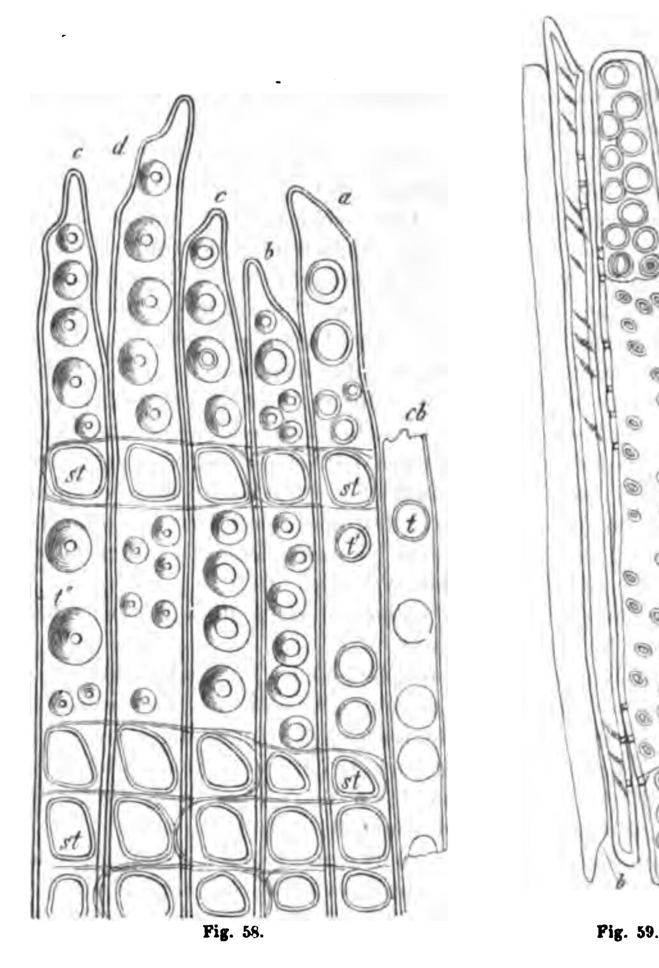


Fig. 58. Fig. 59.

unverdickte Membranstück eben ist. Der Canal ist je nach dem Grade der Membranverdickung entweder verschwindend kurz, so dass aus dem Lumen

Fig. 58. Pinus silvestris, radialer Längsschnitt durch das Holz eines Zweiges. *a*—*e* Enden von Tracheiden mit Hoftüpfeln (*t'*, *t''*) in der Flächenansicht. *cb* Stück einer jungen Tracheidenwand mit noch unfertigen Hoftüpfeln; weitere Entwicklung dieser, Verengung des Canals in der Succession *a*—*c*; *d* und *e* fertiger Zustand. *st* grosse Tüpfel auf der Grenzfläche zwischen Tracheiden und Markstrahlzellen (550). Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 59. Ephedra helvetica, Holzkörper (230). *a* Glied eines Gefässes, *b* Tracheiden von den Radialseiten gesehen, durch Maceration mit Schulze'scher Mischung isolirt. *f* die schrägen Endflächen des Gefässgliedes in Flächenansicht, mit 2 Reihen grosser offener Hoftüpfel; bei *x* und *x* je ein geschlossener Hoftüpfel. Von den Tracheiden *b* ist eine nur im Umriss gezeichnet, von der andern die Oberfläche. (Die Richtung der Spaltentüpfel verkehrt; sie steigen thatsächlich von links nach rechts an.) —

der Röhre eine scharfrandige Oeffnung in den Tüpfelraum führt, z. B. in den dünnwandigen Tracheiden des Frühlingsholzes von Pinus; oder, bei stärkerer Membranverdickung, gestreckt, aussen plötzlich in den Tüpfelraum erweitert, z. B. Herbstholz von Pinus, Tüpfelgefässe von Nerium, Fraxinus, Holzelemente von Convolvulus Cneorum, Pteris aquilina (Fig. 61, 64) etc.

Für die selten vorkommenden und nicht hierhergehörigen Hoftüpfel an bestimmten Zellen[1]) und für diejenigen auf den Grenzflächen zwischen Tracheen und ungleichnamigen Elementen, zumal Parenchymzellen, sind in dem Gesagten alle allgemeinen Structurverhältnisse des Hoftüpfels angegeben und es ist klar, dass zwischen ihm und dem nicht behoften nur der angeführte Formunterschied besteht, welcher dem zwischen den flachen und ⊢ förmig einspringenden Faserverdickungen vollkommen entspricht. An den Grenzflächen gegen ungleichnamige Elemente correspondiren die Hoftüpfel der Tracheen entweder mit unbehoften Tüpfeln dieser oder stossen an die ungetüpfelte Wand. Wo dagegen behoft-getüpfelte Tracheen aneinander grenzen, correspondiren die Hoftüpfel derart mit einander, dass auf jeder Grenzfläche sämmtliche Höfe, resp. Tüpfelräume der einen genau auf die der anderen passen. Je zwei planconvexe Räume sind daher zu einem biconvexen Doppelraum zusammengelegt dem »linsenförmigen Tüpfelraum« (vgl. Fig. 58—62). Dieser ist nach dem bisher Angeführten durch eine plane dünne Membranlamelle (Grenzlamelle) in 2 Hälften getheilt. In der ersten Anlage verhält es sich in allen untersuchten Fällen genau so. Auch bei fertigen Tracheen bleibt dieses Verhalten ausnahmsweise dauernd, wie man in altem Holze von Pinus, Ephedra (Fig. 60, *b*) leicht finden kann.[2]) In der Regel wächst die anfangs plane Grenzlamelle aber derart in die Fläche, dass sie grösser wird als die plane Halbirungsebene des linsenförmigen Doppelraums, daher nach einer Seite convex ausbiegt und sich auf dieser Seite der einen concaven Wandhälfte des Tüpfelraums innig anlegt (Fig. 60, *c*). Sie verbleibt dabei ein höchst zartes Häutchen, ist jedoch in ihrer Mitte, in den untersuchten Fällen, immer dicker als an ihrem Rande. Bei Pinus silvestris (und Verwandten) hat das dickere Stück die Gestalt einer relativ breiten, an ihrem Rande scharf abgesetzten Platte, wie Sanio zuerst zeigte; bei Ephedra, wo

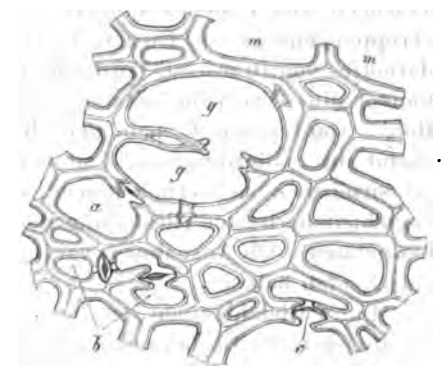


Fig. 60.

Fig. 60. Querschnitt durch das secundäre Holz von Ephedra helvetica (600). *m* Markstrahl. *g—g* Gefäss, durch die schräge Zwischenwand zweier Glieder und zwar mitten durch einen offenen Hoftüpfel (Porus) getroffen, links von diesem durch den Rand eines solchen. Ausserdem Gefässe und Tracheiden quer durchgeschnitten, bei *a* und *b* mitten durch Hoftüpfel der Seitenwände mit beiderseits knopfförmig verdickter Zwischenwand, bei *c* mit einseitiger Zwischenwandverdickung.

1) Vgl. die Abbildung des Endosperms von Phytelephas (?). Schleiden, Grundzüge, 3. Aufl., p. 232.
2) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 175.

unter den mir bekannten Fällen die Sache am auffallendsten ist, die Gestalt einer flachen biconvexen Linse; bei anderen, relativ kleinen, wenigstens schmalen Tüpfeln (Cassyta paniculata, Gefässe von Nerium, Pteris aquilina u. a. erscheint es als höchst unscheinbares Knöpfchen. Immer liegt das dickere Stück wie ein Deckelchen über der Aussenmündung des einen Tüpfelkanals.

Die correspondirenden Hoftüpfel benachbarter Tracheen sind hiernach also gegeneinander geschlossen durch die ausnahmsweise plan bleibende, in der Regel der einen Wand des Tüpfelraumes anliegende Grenzlamelle. Wegen ihrer Zartheit und der geringen Grösse des ganzen Tüpfels ist die Grenzlamelle in der gewöhnlichen Form ihres Vorkommens bisher nicht klar erkannt worden. Man hielt, unter dem alleinigen consequenten Widerspruch von Hartig,[1] auf Grund der Angaben von Schacht und Dippel[2]) den Tüpfelraum im fertigen Zustande lange Zeit für beiderseits in offener Communication mit den angrenzenden Röhrenlumina stehend, und die wenigen Fälle, in welchen die Grenzlamelle zur Beobachtung kam, für Ausnahmen. Sanio[3]) hat neuerdings den angegebenen Sachverhalt klar nachgewiesen für Pinus silvestris. Ich finde seine Angaben bestätigt in allen zur genauern Untersuchung gekommenen Fällen: sowohl an den Tracheiden des Holzes jenes Baumes, als denen von Abies pectinata, excelsa, Juniperus communis, den Tracheiden und den Seitenwänden der Tracheen von Ephedra und Welwitschia; ferner an den Seitenwänden der »Treppengefässe« von Farnen (Pteris aquilina); an den Tracheiden des Secundärholzes von Dracaena, Cordyline paniculata; an den Tracheen des Holzes von Convolvulus Cneorum, Statice monopetala, den grossen Tüpfelgefässen des Holzes von Cassyta (C. paniculata R. Br.), Nerium Oleander u. a. m. Hinreichend gute, allerdings nicht immer leicht zu erhaltende Präparate zeigen den beschriebenen Sachverhalt immer; er ist daher zum mindesten als der über die verschiedenartigsten Abtheilungen des Pflanzenreichs verbreitete, reguläre zu bezeichnen. Ob Ausnahmen vorkommen, werden weitere Untersuchungen zu entscheiden haben.

Unter Gleichbleiben der beschriebenen wesentlichen Structurverhältnisse ist die specielle Gestaltung der Hoftüpfel eine sehr mannichfaltige (vgl. die Figuren 58—62 und die im Cap. VIII und XIV folgenden). Erstens nach der von dem Grade der Wandverdickung abhängigen Länge des Canals, von der schon oben die Rede war. Dann nach den speciellen Formen des Hofes, des Canals mit seiner Aussen- und Innenmündung, wie sie in der Flächenansicht der Wand am deutlichsten hervortreten, und der relativen Grösse der Querdurchmesser dieser Theile an einem Tüpfel.

Alle diese Theile haben die für Tüpfel überhaupt bekannten Gestalten, welche (in der Flächenansicht der Membran) je nach dem Einzelfall wechseln zwischen der des Kreises und schmaler Spalten. Alle sind in dieser Gestaltung an einem Tüpfel entweder einander gleich oder sehr ähnlich, wie bei den kreisförmigen Tüpfeln der Holztracheiden von Pinus, den spaltenförmigen der meisten

1) Vgl. besonders Bot. Ztg. 1862, 293.
2) Schacht, De maculis (Tüpfel) etc. Programm. Bonn 1860. Dippel, Bot. Ztg. 1860 p. 329.
3) Pringsheim's Jahrb. Bd. IX.

Treppengefässe, der Hoftüpfel daher zwei- oder drei concentrische, nur in der Grösse verschiedene Flächenumrisse zeigend (z. B. Fig. 58, 61 *B*). Oder die Gestalt der Theile ist an demselben Tüpfel ungleich, entweder so, dass alle unter einander oder einer von den übrigen verschieden sind, in allen nach dem Gesagten möglichen Combinationen. Z. B. schmal elliptische Innen-, kreisrunde Aussenmündung des nach aussen stark verengten Canals, unregelmässig kreisrunder Umriss des relativ sehr grossen Hofes bei Cassyta-Arten, schmal spaltenförmige innere, sehr eng kreisförmige äussere Mündung des Canals, breit elliptischer Hof bei Elaeagnus acuminata; lang und schmal spaltenförmige Innen-, kurz spaltenförmige Aussenmündung, kreisrunder Hof bei Aleurites triloba — in sämmtlichen genannten Fällen an den grossen Tüpfelgefässen des Holzes[1].

Was die relative Grösse der Querdurchmesser der unterschiedenen Theile eines Tüpfels betrifft, so ist nach dem Vorausgeschickten selbstverständlich, dass dieselben für den Tüpfelhof immer grösser sind als für die Aussenmündung des Canals. Letztere ist entweder so gross wie die Innenmündung, oder sie ist kleiner als diese, der Canal daher in verschiedenem Grade und in den aus Gesagtem sich ergebenden Formen nach aussen zu verengt, die Innenmündung, wenn sie Spaltenform hat und dem Hofe ungleich gestaltet ist, immer schmäler, aber oft länger als der grösste Durchmesser des letzteren. Dicht nebeneinander stehende spaltenförmige Hoftüpfel können hierbei zu mehreren (2—6) in eine gemeinsame Spalte nach innen münden, wie Mohl (l. c. Fig. 6, 10, 15) bei Aleurites, Elaeagnus, Sanio (l. c. 125) im Holze von Tectona grandis, Fraxinus, Tamarix u. a. fand, was seinen Grund darin haben muss, dass das Dickenwachsthum der Membran an der Innenseite länger andauert als aussen und seine ursprünglichen Richtungen später ändert. An den Gefässen des Holzes von Mahonia aquifolium fand Sanio sogar die in linksläufige schräge Reihen gestellten, rund behoften Tüpfel mit den Innenmündungen reihenweise zu langen Spalten vereinigt, zwischen welchen die Wandverdickungen in Form von Spiralstreifen nach innen vorspringen.

Die Anordnung der Hoftüpfel auf einer Wandfläche zeigt nichts von den für Tüpfelanordnung überhaupt bekannten Regeln Verschiedenes. Sie sind auf einer Fläche geordnet in senkrechte, horizontale, oder zumal bei Spaltenform schräg spiralige und zwar fast immer linksläufig ansteigende Reihen, welche je nach den Einzelfällen wiederum in verschiedener, auf dem gleichen Flächenraum zu der Grösse der Tüpfel durchschnittlich in umgekehrtem Verhältniss stehender Zahl vorhanden sind. Als extreme Fälle seien beispielsweise genannt einerseits die meist einfache lockere Reihe grosser, runder Hoftüpfel auf jeder Radialfläche der Tracheiden im Pinusholze und die mehreren lockeren Reihen grosser Tüpfel auf den weiten Gefässen des Holzes von Cassyta (Mohl, l. c. Fig. 1); andererseits die dicht und klein betüpfelten Wände der grossen Gefässe in den Gefässbündeln der Kürbisstengel, der Dahlia-Knollen,[2]) sehr vieler Dicotyledonen Hölzer, wie Quercus, Nerium etc. etc., bei welchen die Ränder der

1) S. v. Mohl, Ueber den Bau der getüpfelten Gefässe. Linnaea 1842. Verm. Schriften p. 272, Taf. XII.

2) Vgl. Sachs, Lehrb. p. 26.

Tüpfelhöfe nur durch ganz schmale Wandstreifen oder -Leisten von einander getrennt werden.

Ein häufig wiederkehrender, hier zu nennender Specialfall sind die für fast alle Farne (Fig. 61) characteristischen, auch in vielen Dicotylen-Hölzern, wie Chilianthus arboreus, Vitis [1]) u. a. m. wiederkehrenden, wie die Sprossen einer Leiter in einer oder wenigen Längsreihen auf einer Fläche senkrecht übereinanderstehenden querspaltenförmigen Hoftüpfel. Die mit ihnen versehenen Flächen sind Leiter- oder Treppenflächen zu nennen, die betreffenden Tracheen, zusammen mit den ähnlich aussehenden oben erwähnten Netzröhren[2]), Treppen-, Leitergefässe, Vasa scalariformia, auch Treppengänge genannt worden. Es ist zweckmässig, sie von den nicht behoften quermaschigen Netztracheen entweder als behofte Treppenflächen, resp. Tracheen zu unterscheiden, oder den Namen Treppen- oder Leiterflächen für sie speciell zu reserviren.

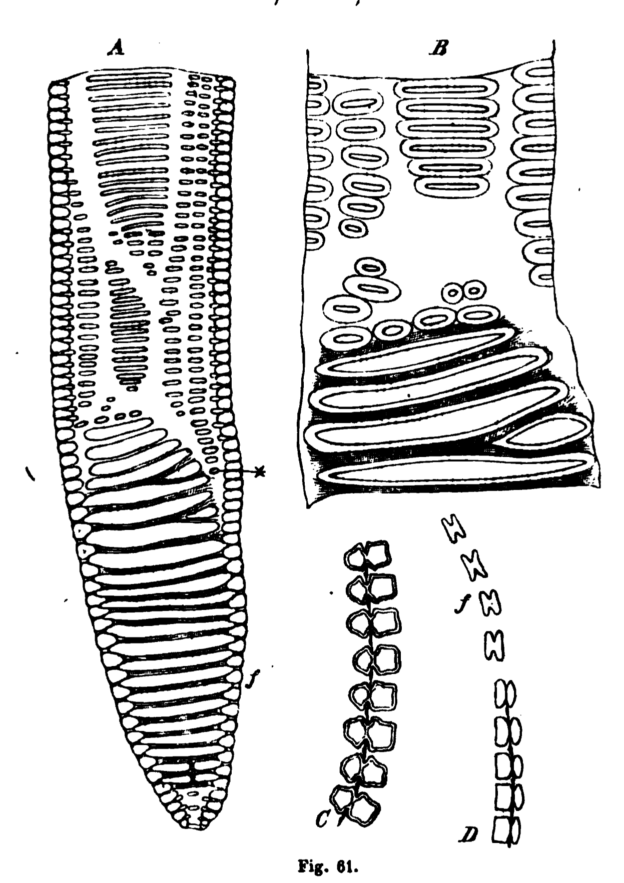


Fig. 61.

§ 39. Zu einer der beschriebenen Formen der Wandverdickung kommen in seltenen, sogleich zu nennenden Fällen von den verdickten Membrantheilen entspringende, in den Innenraum ragende oder quer durch diesen gespannte zapfen- oder balkenartige Vorsprünge, und diejenigen Tracheen, in welcher diese erheblich entwickelt sind, mögen mit dem oben S. 162 sub 3 angeführten Namen Querbalken-Tracheen unterschieden werden. Sehr entwickelt

Fig. 61. Pteris aquilina. Rhizom. *A* (142) Ende, etwa $^1/_3$, eines kurzen Gefässgliedes, die schräge leiterförmige Endfläche *f* und ein Stück Seitenwand in Flächenansicht. *B* Ein Stück von *A* bei *x*, 375mal vergr. *C* (375) dünner Längsschnitt durch ein Stück Seitenwand an der Berührungsfläche zweier Gefässe. *D* (375) Desgleichen durch die geneigte Zwischenwand (*f*) und ihren an die Seitenwand grenzenden Rand. Bei *f* die Tüpfel offen.

1) Mohl, l. c.

2) Vgl. Link, Elem. phil. botan. Ed. 1, p. 95; Mohl, Vegetab. Zelle p. 27. Unger, Anatomie u. Physiologie p. 172.

sind die Balken in den engen, die Kanten der Gefässbündel einnehmenden Erstlingstracheiden der Stämme stärkerer Lycopodium-Arten und in dem Gefässbündelsaume der Juniperus-Blätter[1]) (vgl. Cap. VIII). Sie sind hier etwas abgeplattet cylindrische Fasern, nach allen Seiten hin unregelmässig verästelt, und mit den Aesten einerseits untereinander verbunden zu einem in dem Innenraum ausgespannten Netze, andrerseits der verdickten Seitenwand der Tracheide angewachsen. In den Tracheiden der Juniperus-Blätter (Fig. 62) sind ihre Ansatz- resp. Ursprungsorte vorzugsweise die dicken wulstigen Ränder der Hoftüpfel, in den Lycopodien die Spiral- oder Netzfaserstreifen, mit

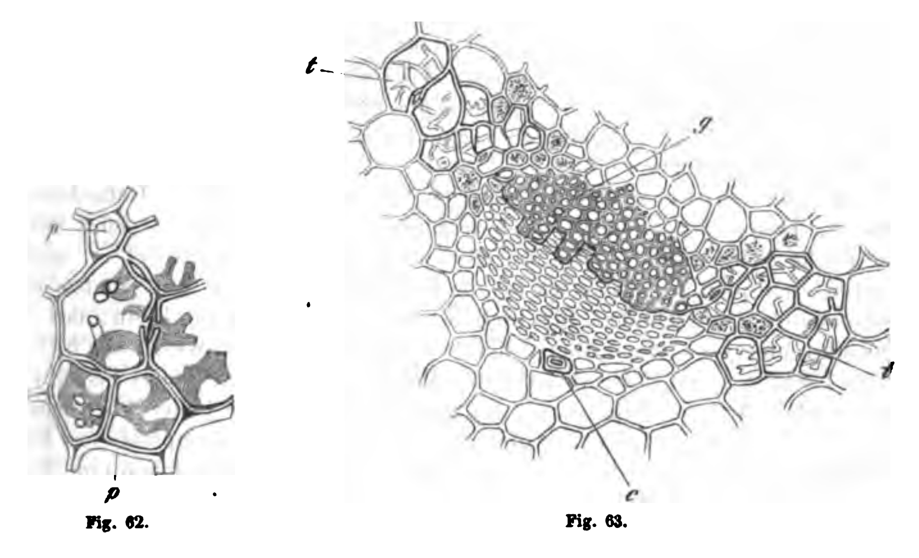


Fig. 62. Fig. 63.

welchen die Seitenwand verdickt ist. In dem Gefässbündelsaume der Blätter von Biota orientalis ist der wulstige Rand der Hoftüpfel vielfach in stumpfe Zapfen ausgewachsen, welche in das Lumen ragen, aber hier blind endigen, ohne Verzweigung und Verbindung mit einander oder der gegenüberliegenden Wand. Als eine selten vorkommende anomale Erscheinung fand Sanio[2]) einzelne einfache, quer von einer Wandfläche zur gegenüberliegenden ausgespannte Balken in einzelnen Tracheiden des Holzes von Hippophae rhamnoides und Pinus silvestris; bei letzterer sind sie zwischen den Tangentialwänden ausgespannt und durchziehen, wo einmal vorhanden, in gleicher Richtung ganze lange Radialreihen von Tracheiden bis in die Cambiumzone. (Vgl. Cap. XIV.)

Fig. 62. Juniperus communis. Blatt, Querschnitt (600). *p* Parenchymzelle; daneben Tracheiden des Gefässbündelsaumes mit Hoftüpfeln und netzförmig verzweigten Querbalken. Die unter der eingestellten Schnittfläche liegenden Theile letzterer sind schattirt.

Fig. 63. Desgleichen (225). Gefässbündel. *g* Gefässtheil. *c* Einzelne Sklerenchymfaser an der Aussengrenze des Siebtheils. *t* Saum aus Tracheiden mit Hoftüpfeln und Querbalken. Die neben und zwischen letzteren befindlichen Parenchymzellen körnig-punktirt.

1) Vgl. Mohl, Bot. Ztg. 1871, p. 12.
2) Bot. Ztg. 1863, p. 117. Pringsheim's Jahrb. Bd. IX, p. 59.

Weitere Einzelheiten über den Bau der Tracheenwände werden in spätern Capiteln, besonders dem VIII. und XIV. zu beschreiben sein.

§ 40. Die Wand der Tracheen, welches auch ihre Structur sei, ist in der einen Reihe von Fällen eine überall geschlossene Membran: Tracheiden; oder sie ist an den Grenzflächen reihenweise übereinander stehender und ursprünglich geschlossener Elemente durchbrochen, die Reihe also zur continuirlichen Röhre, welche Gefäss heisst, verschmolzen. Die Tracheiden sind demnach von den Gefässen nur verschieden durch den Mangel der die Lumina verbindenden Löcher in bestimmten Zwischenwänden. Uebergänge zwischen beiden kommen im secundären Holze (vgl. Cap. XIV) dicotyler Pflanzen, z. B. Leguminosen in sofern vor, als bei sonst völlig gleichen Eigenschaften die Löcher das eine Mal fehlen, das andere Mal vorhanden sind. In den Elementen der Wurzelhülle mancher Orchideen (§ 56) finden sich gleichfalls Löcher, jene werden jedoch besser allgemein Tracheiden genannt, weil ihnen die Reihenverbindung der Gefässe fehlt.

Die Tracheiden sind in wenigen bestimmten Fällen — Gefässbündelenden, Transfusionsgewebe, Orchideen-Wurzelhülle — kurze, selbst isodiametrische Schläuche; in der Regel von der Gestalt langgestreckter, an den Enden zugespitzter, also etwa spindelförmiger Faserzellen mit rundem oder polygonalem Querschnitt. Sie bleiben meist mikroskopisch klein, ihre den Querdurchmesser vielmal übertreffende Länge erreicht den Werth von 0,16 bis etwa 1,00^{mm}; so im Holze der meisten Dicotylen[1]; oder sie steigt bis auf 1^{cm} wie in den späteren Jahrringen von Pinus[2]; in manchen Fällen aber nehmen sie gewaltige Dimensionen an: die grossen spindelförmigen Spiral- und Ringröhren im Stengel und Blattstiel von Musa und Canna[3] erreichen eine Weite von 0,08 bis 0,10^{mm} und jedenfalls über 1^{cm} Länge, die Spiralröhren von Nelumbium speciosum nach Caspary eine Länge von über 12^{cm} bei 0,567^{mm} Weite. Bei weitem die Mehrzahl der Tracheen gehört in die Kategorie der Tracheiden. So die trachealen Elemente sämmtlicher peripherischer Enden und Ausbreitungen der Gefässbündel, des secundären Holzes der Coniferen, Cycadeen, die meisten Elemente des secundären Holzes der dicotylen Holzgewächse; fast sämmtliche Tracheen der Farngewächse im weitesten Sinne des Wortes — Gefässe sind nur für Pteris aquilina und die Wurzel von Athyrium filix femina bekannt[4] —; die Tracheen der Gefässbündel in Stamm und Blatt der Cycadeen und Coniferen[5]; vieler, wenn auch bei weitem nicht aller Monocotyledonen und mancher Dicotyledonen[6]. Gerade von den stattlichsten, gewöhnlich als Gefässe beschriebenen Elementen mit faserförmiger Wandverdickung gehören viele hierher. Zu den schon angeführten Fällen von Canna, Musa und Nelumbium seien, nach Caspary's angeführter Arbeit und mit Verweisung auf diese für weitere Einzelheiten, noch folgende Beispiele hinzugefügt: Die »Gefässe« in den Gefässbündeln von Stratiotes aloides (Stamm), Caladium

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 114.
2) Sanio in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 401 ff.
3) Vgl. Unger, Anat. u. Physiol. p. 171, u. p. 218, Fig. 92, *b*.
4) Russow, Vgl. Untersuchungen p. 103.
5) Mettenius, Beitr. zur Anat. d. Cycadeen, p. 258.
6) Caspary, Monatsber. d. Berl. Acad. Juli 1862.

nymphaeifolium, Pistia Stratiotes, Acropera Loddigesii, Aerides odorata, Alisma plantago, Sagittaria sagittifolia, Hydrocleis Humboldtii, Musa spec. (Gefässe hier in der Wurzel); Brasenia peltata, Nuphar luteum, pumilum, Nymphaea alba, gigantea, Victoria regia, Monotropa Hypopitys. Eine allgemeinere Uebersicht über das Vorkommen von Tracheiden und ächten Tracheen wird erst dann möglich werden, wenn die nothwendigen mühsamen Untersuchungen über eine grössere Zahl von Fällen als bisher ausgedehnt sind.

§ 41. Ein Gefäss entsteht aus einer Reihe über einander stehender, ursprünglich also getrennter Zellen, indem mit Vollendung der Wandverdickung die Zwischenwände zwischen den Gliedern der Reihe, den Gliedern des Gefässes, oder den Gefäss-Elementen durchlöchert, perforirt werden.

Die oben, p. 10 und 12 in Figur 2 und 4 mit v bezeichneten, bis zum Pleromscheitel reichenden Reihen von Zellen, desgleichen die mit g bezeichneten Reihen in Fig. 3, p. 11, sind Anfänge von Gefässen.

Die Glieder sind auch am fertigen Gefässe immer leicht unterscheidbar und von einander trennbar, ihre Grenzen bezeichnet durch den immer erhalten bleibenden Rand, oft noch andere Stücke der perforirten Zwischenwände, welche Theile die Structur einer verdickten doppelten Zellmembran haben, also aus zwei Verdickungsplatten und einer zwischen diesen liegenden einfachen Grenzamelle bestehen. Schulze'sche Mischung oder heisse Kalilösung zerstören die Grenzlamelle und bewirken somit Trennung der Glieder von einander.

Die Gestalt eines Gefässgliedes ist in der Regel eine cylindrische oder prismatische, die Breite überall nahezu gleich oder nach einem Ende ganz allmählich abnehmend; seltner ist jedes Glied in seiner Mitte bis zur Tonnenform erweitert. Die Länge eines Gliedes ist meistens grösser als die Querdurchmesser: dies in hohem Grade bei den lockeren Spiral- und Ringgefässen, die sich vor vollendeter Streckung eines Theils ausbilden und mit dem sich streckenden noch erheblich in die Länge wachsen. Die Glieder solcher Gefässe, welche nach vollendeter Streckung eines Stamm- oder Wurzelabschnitts entstehen, sind kurzgliedriger, die Glieder manchmal kaum länger oder selbst kürzer als breit — z. B. die weiten Tüpfel- und Netzgefässe älterer Stämme von Cucurbita, Cobaea, Vitis u. a. vgl. Cap. XIV. Successive Glieder eines Gefässes sind in der Regel auf lange Strecken annähernd gleich gestaltet, oft allerdings nach und nach an Breite abnehmend. Die Gesammtform des Gefässes ergibt sich aus diesen Daten; solche, welche aus kurzen tonnenförmigen Gliedern aufgebaut sind, wurden von den älteren Anatomen als rosenkranzförmige, Vasa moniliformia, unterschieden.

Die Wände, mit denen die Gefässglieder aufeinander stehen, sind entweder horizontal, die der successiven Glieder passen dann genau aufeinander und bilden zusammen die Zwischenwand (vgl. z. B. Fig. 3, g); oder sie sind in verschiedenem Grade schräg geneigt und die geneigten Flächen successiver Glieder ebenfalls in ihrer ganzen Ausdehnung zur schrägen Zwischenwand aufeinander gepasst (Fig. 59—61); oder die Enden sind schräg und spitz und nur ein Theil der gegen einander geneigten Flächen successiver Glieder zur Zwischenwand vereinigt, neben und über welcher das spitze Ende einen blinden, unregelmässig gestalteten Fortsatz bildet.

Die Durchlöcherung der Zwischenwand erfolgt immer derart, dass auf der

primären, zarten Membran durch den typischen Verdickungsprocess ein oder mehrere flache, grosse Tüpfel gebildet, die unverdickten Membranstücke dann sofort aufgelöst werden und verschwinden, die mit den Verdickungen der Seitenwand in ununterbrochenem Zusammenhang stehenden, verdickten Membranstreifen zeitlebens erhalten bleiben. Bei horizontalen Zwischenwänden entsteht fast in allen Fällen, bei schrägen auch nicht selten ein einziger Tüpfel. resp. eine einzige runde oder elliptische Oeffnung, welche dann immer den grössten Theil der Zwischenwandfläche einnimmt, oft, zumal bei dünnwandigen Gefässen, die ganze Fläche mit Ausnahme eines sehr schmalen Randstreifens. Stark geneigte Zwischenwände, horizontale nur sehr selten (Avicennia) erhalten dagegen in den meisten Fällen mehrere bis viele, innerhalb des verdickten Randes gelegene und durch verdickte Streifen von einander getrennte Oeffnungen. Dieselben sind seltener rund, z. B. in den Tracheen von Ephedra[1] (Fig. 59), meist von der Form verschieden breiter, reihenweise parallel gestellter Spalten, daher der Ausdruck leiterförmig durchbrochene Zwischenwände (Fig. 61). Die Spalten sind meistens zur Längsachse des Gefässes ohngefähr rechtwinklig, die Reihen dieser gleichsinnig gestellt; so die engen, dicht gestellten Querspalten bei den leiterförmigen stark geneigten Wänden der Tüpfelgefässe im Holze der Betulaceen, Ericaceen, von Corylus, Carpinus, Pteris aquilina; die in 1—2—3 Reihen geordneten runden Oeffnungen der stark schrägen Wände von Ephedra, u. s. w. Selten sind der Längsachse des Gefässes gleichsinnig gestellte Spalten: Gefässe von Hieracium vulgatum, Onopordon Acanthium, bei welchen übrigens auch unregelmässig-maschenartige Oeffnungen vorkommen. Bei einer Avicennia fand Sanio die horizontale Zwischenwand von einem scharf abgesetzten verdickten Rande umgeben und auf der ganzen übrigen Fläche mit vielen unregelmässig-runden bis spaltenförmigen behoften Oeffnungen versehen[2]). Eine constante Beziehung zwischen der Verdickungsform der Seitenwand und der Form der Perforation findet nicht statt. Allerdings haben die meisten faserig verdickten Gefässe einfache, runde Oeffnungen und sehr viele Tüpfelgefässe leiterförmige. Unter den Tüpfelgefässen sind aber auch einfache Oeffnungen häufig und bei Spiralgefässen von Casuarina-Arten, Olea europaea, Vitis, fand Sanio leiterförmige Perforation.

Der Rand der Zwischenwandöffnungen ist bei dünnwandigen Gefässen wie den meisten faserförmig verdickten, dünnwandigen Tüpfelgefässen, z. B. im Holze der Betulaceen, von Tilia, glatt, dünn, entsprechend dem Rande sehr flacher, nicht behofter Tüpfel. Bei derbwandigeren Gefässen ist er dicker und von dem Bau eines durch Verschwinden der Grenzlamelle geöffneten correspondirenden Hoftüpfelpaares mit geringem Breiteunterschied zwischen dem Tüpfelraum und der weiten Tüpfelöffnung; er besteht daher aus zwei spitzwinkelig divergirenden Lamellen. Bei manchen Gefässen ist diese Hoftüpfel-Structur höchst auffallend, z. B. an den grossen Einzelöffnungen der Tüpfelgefässe im Holze von Nerium, Fraxinus, Convolvulus Cneorum (Fig. 64), Pirus torminalis[3]) an den reihenweise geordneten, runden Oeffnungen der Gefässe von

1) Mohl, Ueber den Bau d. grossen getüpfelten Gefässe von Ephedra. Verm. Schr. p. 268.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 121. Mohl, l. l. c. c.
3) Vgl. Dippel, Bot. Ztg. 1860, p. 329.

Ephedra (Fig. 60, *g*), den schmalen Spalten der Treppengefässe von Pteris aquilina (Fig. 64). Auch bei den derb- und dichtfaserigen Spiralgefässen im Stamm von Nerium findet sie sich sehr deutlich. In anderen Fällen ist sie auch bei sehr dickem Rande der Oeffnung oft nur angedeutet, indem eine kleine Furche über die Grenzlamelle des Randes läuft, z. B. Tüpfelgefässe von Cucurbita, Juglans, Acer monspessulanum (Dippel. l. c.). Die Entwicklungsgeschichte zeigt in den Fällen der letzteren Kategorie, dass die Oeffnung durch das Schwinden der Grenzlamelle in der Fläche eines angelegten Paares weiter correspondirender Hoftüpfel entsteht.

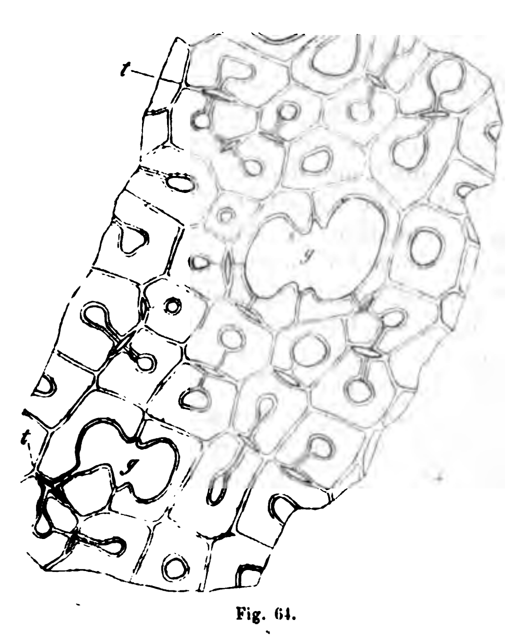


Fig. 64.

Bei der Uebereinstimmung der Structur der behoften Oeffnungsränder mit nicht geöffneten Hoftüpfeln kann es nicht fehlen, dass die practische Entscheidung darüber, ob in einem gegebenen Falle ein offener oder ein geschlossener Tüpfel vorliegt, dann ihre grossen Schwierigkeiten findet, wenn die fraglichen Stellen der Zwischenwand klein und den Hoftüpfeln der Seitenwände in Gestalt und Grösse sehr ähnlich sind. Dies um so mehr, als in solchen Fällen Zwischenformen zwischen den — allerdings wohl nie ganz gleich gestalteten — offenen und geschlossenen Hoftüpfeln an den Grenzen der Zwischenwände gegen die Seitenwände vorkommen. Die Oeffnungen auf der Mitte der Zwischenwand bei den Tüpfelgefässen von Ephedra z. B. (Fig. 59, *f*) sind grösser als die geschlossenen Hoftüpfel der Seitenwände. Am Rande der Zwischenwand aber kommen nicht selten runde Hoftüpfel (*x* Fig. 59) vor, welche den Oeffnungen in Gestalt und Grösse ziemlich gleich, aber wie die Tüpfel der Seitenwand geschlossen sind. An grossen Treppengefässen im Rhizom von Pteris aquilina (vgl. Fig. 64) sind die queren behoften Spaltentüpfel der Seitenwände überall geschlossen. Die sehr stark geneigten Zwischenwände oder Endflächen der einseitig zugespitzten Gefässglieder zeigen ganz ähnliche leiterförmige Spaltentüpfelung, wie die Seitenflächen, jedoch mit dem Unterschiede, dass hier die Tüpfelspalten weiter und die sie trennenden, verdickten Zwischenstreifen schwächer sind wie dort. In der Mitte der Zwischenwand sind die Spalten offen, wie an dünnen Schnitten durch Gefässbündel, welche mit Leim injicirt und dann getrocknet waren, deutlich wird, wenn man die Schnitte in Wasser und den Leim zur Lösung bringt. Die Streifen zwischen den Spalten fallen dann

Fig. 64. Convolvulus Cneorum, Holz. Querschnitt (600). *g*, *g* kleine Gefässe quer durch die schräge Zwischenwand geschnitten. Das übrige Tracheiden. Bei *t* die sehr zarte Schliessmembran der Hoftüpfel sichtbar.

auseinander (Fig. 61, *D*, *f*). Nach den Enden der Zwischenwand zu sind die Tüpfel dagegen von derselben Weite wie die offenen, durch die Grenzlamelle geschlossen, an den Kanten gegen die Seitenwand werden sie successive enger und denen der Seitenwand gleich.

Die Gefässe sind nicht selten verzweigt, indem an ein Glied zwei oder mehr Gliederreihen einerseits angesetzt sind. Laufen solche Zweige parallel oder convergent, so können sie sich wiederum mit einander an eine einfache Gliederreihe ansetzen, eine Gefässröhre also in ihrem Längsverlauf abwechselnd. z. B. einfach und doppelt sein[1]).

Was die absolute Grösse der Gefässe betrifft, so steht der Ansicht nichts entgegen, dass ihre Länge der des ganzen Pflanzenkörpers gleichkommen, mindestens eine sehr grosse werden kann. Wenigstens findet man bei der Verfolgung der Gefässbündel auf weite Strecken hin Glied auf Glied aufgebaut, blinde Enden selten, ausser in den Enden der pheripherischen Ausbreitungen der Pflanze. Die Weite der Gefässe ist äusserst ungleich und mannichfach wechselnd nach den Orten ihres Vorkommens in einer Pflanze und nach den einzelnen Species resp. Genera. Im Allgemeinen lässt sich aussagen, dass ihre Querdurchmesser durchschnittlich die von schmalen Faserzellen nicht übersohreiten, bei den in Stengeln und Wurzeln zuerst, vor vollendeter Streckung entstehenden (Spiral- und Ring-) Gefässen und den in der Nervatur des Laubes verlaufenden. Die in Stämmen und Wurzeln mit vollendeter Längsstreckung oder nachher ausgebildeten können in vielen Fällen viel beträchtlichere Weite erreichen, womit jedoch nicht ausgeschlossen ist, dass mit und neben ihnen solche von kleinstem Kaliber auftreten. Beispiele hierfür s. Cap. XIV. Gefässröhren grösster Weite finden sich in dem mittleren Theil der Gefässbündel (vgl. Cap. VIII) vieler Palmenstämme[2]), wo sie einen Querdurchmesser von 0,280 mm (Mauritia armata) bis 0,562 mm (Calamus Draco) erreichen im Holze vieler Kletter- und Schlinggewächse, z. B. Cucurbita, Cobaea, Phytocrene[3]), Ampelideen, wo die Weite ebenfalls bis gegen 0,3—0,5 mm betragen kann, u. s. f. Diese Gefässe grösster Weite sind ausnahmslos kurzgliedrige Tüpfelgefässe.

Nach dem oben über Längsverlauf und Verzweigung Gesagten braucht kaum mehr hervorgehoben zu werden, dass in einem und demselben Gefäss (mit der Form der Wandverdickung) die Weite nach den successiven Strecken seines Verlaufes, resp. seinen successiven Gliedern vielfach wechseln kann. Den Querdurchmesser obengenannter Gefässe der Palmenstämme z. B. gibt Mohl für die unteren Enden der Bündel auf nur 0,011 mm an.

Was die stoffliche Beschaffenheit der Tracheen- und Tracheidenwände betrifft, so steht fest, dass sie in ihrer ersten Anlage Cellulosemembranen sind, und dass sie im erwachsenen Zustande aus mehr oder minder verholzter Cellulose bestehen. Die Verholzung ist alsdann je nach dem Einzelfall in sehr ungleichem Grade vorhanden; in harten, festen Theilen mehr als in weichen, saftigen; die Tracheen weicher Laubblätter, saftiger Stengel u. s. w. zeigen vielfach ziemlich reine Cellulosereaction. Eine sehr auffallende Erscheinung, auf

1) Mohl, Palm. structura. Verm. Schr. p. 142.
2) Vgl. Mohl, Bau des Palmenstammes. Verm. Schriften p. 142.
3) Mettenius, Beitr. zur Botanik, p. 50.

welche Burgerstein jüngst mit Recht wieder aufmerksam gemacht hat, ist das an vielen Gefässen überraschend frühe Auftreten der Verholzung. Auf den Verholzungsprocess selbst näher einzugehen, liegt ausserhalb der Aufgabe dieser Arbeit; in wieweit er bei den hier in Rede stehenden Organen Besonderheiten zeigt, ist derzeit nicht näher anzugeben. Es sei daher hier nur verwiesen auf vorhandene Arbeiten über denselben: Die Zusammenstellung der älteren Resultate in Hofmeister, Pflanzenzelle, § 30. Kabsch, Pringsheim's Jahrb. III, und die neueste Untersuchung von A. Burgerstein, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 70, Juli 1874.

§ 42. Alle Tracheen stimmen in der einen Eigenthümlichkeit überein, dass mit ihrer Fertigbildung der Protoplasmakörper völlig verschwindet, ohne, wie etwa in vertrocknenden Zellen, Rudimente zurück zu lassen. Von den Formbestandtheilen der Zelle bleibt nur die Membran. Der Raum, welchen diese umschliesst, wird in der fertigen Röhre erfüllt von sehr diluirten wässerigen Lösungen, die hier kurz Wasser genannt sein mögen, oder von Luft oder von beiden zugleich. Die allermeisten Tracheen sind zur Zeit ihrer Entwicklungshöhe ganz oder grösstentheils lufterfüllt; die allerdings wohl schwerlich je fehlende minimale Flüssigkeitsschicht auf der Innenfläche ist anatomisch oft nicht nachweisbar; selbst bei excessiver Wasserüberfüllung an blutenden Theilen finden sich innerhalb der in ihnen enthaltenen Flüssigkeit Luftblasen.[1] Nur in seitlichen Gefässbündelausbreitungen bestimmter Pflanzen (Tansfusionsgewebe, Cap. VIII) und den Gefässbündelenden finden sie sich oft ausschliesslich wassererfüllt. Das Gleiche gilt von den rudimentären Tracheen mancher Wasserpflanzen.

Eine auffallende Ausnahme hiervon kommt sehr allgemein vor bei Pflanzen, welche Milchsaft oder harzige oder gerbstoffreiche Secrete führen, sei es, dass letztere in den § 33 und 34 betrachteten Schläuchen oder in intercellularen Behältern (Cap. VII) abgelagert sind. Eine mehr oder minder grosse Anzahl von Gefässen ist bei diesen Gewächsen oft längere oder kürzere Strecken weit mit Milchsaft oder mit dem jeweils charakteristischen Secret erfüllt. In der Stellung dieser Gefässe zu den übrigen, normal lufthaltigen, oder zu den Secretbehältern ist keine bestimmte Regel zu finden. Wie die Secrete in die Gefässe gelangen, ist bei nicht mit Milchröhren versehenen Pflanzen unermittelt, wenn auch plausible Vermuthungen darüber aufgestellt werden können. Dasselbe gilt thatsächlich auch für die mit Milchröhren versehenen Gewächse, doch bestehen hier Controversen, auf welche im VI. Capitel zurückzukommen ist.

Die in alten Tracheen, z. B. in mehrjährigen Holzlagen von Coniferen und vielen Dicotyledonen oft auftretende Ausfüllung des Innenraums durch Harz und harzähnliche Massen ist eine unbezweifelte Erscheinung beginnender Rückbildung und Desorganisation. Sie wird im Cap. XIV noch zu besprechen sein.

Bei älteren oder verletzten, grösseren, röhrenförmigen Tracheen wird der Innenraum nicht selten theilweise oder völlig ausgefüllt von parenchymatischen Zellen, Füllzellen, welche schon Malpighi im Holze der Kastanie auffielen[2], nachmals vielfach beschrieben und von dem Ungenannten der botanischen Zeitung[3]) mit dem Namen Thyllen benannt worden sind.

1) Vgl. Hofmeister, Flora 1858, p. 2.
2) Anat. plant. p. 9, Tab. VI, Fig. 28.
3) Jahrg. 1845, p. 225, f. f. θύλλις = Sack, Beutel, Vorrathsbehälter. In diesem Aufsatze

Sie können entstehen da, wo eine Trachee an Parenchymzellen angrenzt, und zwar aus den in jene hinein wachsenden Parenchymzellen selbst. Ein kleiner, an eine unverdickte Wandstelle (in der Regel Tüpfel) der Trachee grenzender Membranabschnitt der Parenchymzelle wächst zu einer ins Innere jener gestülpten Aussackung heran, diese enthält Protoplasma, meist mit deutlichem Zellkern, und dehnt sich von stumpf und kurz cylindrischer Form zu einer runden, oft voluminösen Blase aus, um sich schliesslich an ihrer Eintrittsstelle in die Trachee durch eine Scheidewand als besondere Zelle von dem übrigen Raume der sie erzeugenden Parenchymzelle abzugrenzen. So entstehen zuerst immer vereinzelte, von der Wand in den Innenraum der Röhre ragende blasige Zellen. Dabei kann es stehen bleiben; häufig dehnt sich die Erscheinung aber rasch über zahlreiche Stellen eines Röhrenabschnitts aus, so dass dieser sich innen ganz mit den Zellen zu bekleiden beginnt und von ihnen in dem Maasse ausgefüllt wird, als sie sich ausdehnen. Letzteres erfolgt oft in dem Grade, dass die Röhre lückenlos erfüllt ist von den durch gegenseitigen Druck polyedrisch-abgeplatteten Thyllen. Auch eine Vermehrung letzterer durch Theilung ist in manchen Fällen[1]) beobachtet worden.

Die an eine Röhre grenzenden Parenchymzellen sind an der Thyllenbildung ohne erkennbare Regel ungleich betheiligt; die einen treiben an einer, andere an mehreren Stellen je eine Thylle, noch andere gar keine. Die Neubildung der Thyllen kann an einem Gefässabschnitt längere Zeit andauern: in mehrjährigen Gefässen (z. B. in einer 8jährigen Holzlage von Vitis, Reess l. c.) finden sich oft unmittelbar neben allem Anschein nach schon Jahre alten Thyllen die ersten Anfänge anderer.

Die anfangs zarte Cellulosewand der Thyllen wird bei Holzgewächsen später verdickt, und erhält oft an den Berührungsflächen mit anderen Thyllen correspondirende Tüpfel. In ihrem Inhalt kann bei denselben Gewächsen, gleichwie in normalen Parenchymzellen, Amylum abgelagert werden.

Die Thyllenbildung ist beobachtet bei Monocotyledonen (Arundo Donax, Canna, Hedychium, Strelitzia, Musa, Palmen) und im Holze sehr vieler Dicotyledonen; sowohl in einjährigen Stengeln (Canna, Cucurbita, Bryonia, Cucumis, Solanum tuberosum), Euphorbia helioscopia u. a., als ganz besonders in langlebigen Stämmen dicotyler Holzgewächse, wo sie zu den sehr verbreiteten, z. B. bei Vitis, Quercus, Sambucus, Platanus, Robinia, u. v. a. leicht zu beobachtenden Erscheinungen gehört. In den Wurzeln der dicotylen Bäume, welche darauf untersucht sind (Quercus, Fraxinus, Fagus, Betula etc.), findet sie sich hingegen nicht oder nur äusserst selten;[2]) in Menge dagegen wiederum in Wurzeln krautiger Pflanzen: Pharbitis hispida, junge, kräftige Wurzeln von Cucurbita, Urtica, Rubia etc.

Die Röhren, in welchen Thyllen auftreten, sind in den meisten Fällen

---

ist die ältere Literatur über den Gegenstand erwähnt. Neueres bei: Reess, Zur Kritik der Böhm'schen Ansicht über die Thyllen. Bot. Ztg. 1868, 1; Unger, Ueber d. Ausfüllung alter u. verletzter Spiralgefässe durch Zellgewebe. Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 56 (18[illegible]

1) Trécul, Sur l'origine des bourgeons adventifs. Ann. sc. nat. 3e Sér. VIII. Macdu[illegible] A. Gris, Ann. sc. nat. 5e Sér. T. XIV, p. 38. (Cissus).

2) Mohl, Bot. Ztg. 1859, p. 294 u. vorher.

typische, weite Tüpfelgefässe; bei Canna jedoch (und wohl auch bei Musa und Verwandten) auch die oben (p. 172) erwähnten weiten, faserig verdickten unperforirten Tracheiden.

In den Tüpfelgefässen mancher dicotylen Holzgewächse ist die Thyllenbildung eine regelmässige, in der normalen, unverletzten Pflanze eintretende, wenn auch nicht auf sämmtliche Tüpfelgefässe sich erstreckende Erscheinung. Für Robinia Pseudacacia wird angegeben, dass sich die Tüpfelgefässe des Holzes (und zwar nach Gris sämmtliche) im Herbst des Jahres, in dessen Frühling sie entstanden, mit Thyllen anzufüllen beginnen, welch letztere zeitweise Amylum führen. Andere Gehölze verhalten sich ebenso hinsichtlich der Zeit des Beginns der Thyllenbildung, lassen aber eine bestimmte Regel für ihr Vorkommen oder ihr Fehlen nicht erkennen; so z. B. Vitis, Quercus Robur, Platanus nach Reess. Verletzungen, durch welche die Gefässe geöffnet werden, sind, soweit die Untersuchungen reichen, für die Thyllenbildung der Holzgewächse gleichgültig. In den grossen Tracheiden der Stengel von Canna dagegen tritt sie nach Unger nur ein, wenn dieselben verletzt, z. B. angeschnitten, und dann an der Luft oder in Wasser befindlich sind. Diese Thatsachen dürften Anhaltspunkte liefern zur Ermittelung der noch unbekannten — hier nicht weiter zu erörternden — Ursachen der Thyllenbildung.

Capitel V.

Siebröhren.

§ 43. Die Siebröhren, Tubi cribrosi, wurden im Jahre 1837 von Th. Harg[1] zuerst als wesentliche Bestandtheile des Bastes und der Gefässbündel der haneroganen klar unterschieden und zum Theil mit dem erwähnten Namen, nderntheils auch Siebfasern genannt. Nach langjähriger Verkennung wurden artig's Beobachtungen dann vorzugsweise durch Mohl, Nägeli, Hanstein[2]) beätigt und erweitert.

Die Hauptorte des Vorkommens der in Rede stehenden Organe sind die nannten, selten finden sie sich anderswo. Sie kommen sowohl den Phaneromen als den Farngewächsen zu. Am vollständigsten untersucht sind sie bei n Angiospermen. Sie seien daher für diese zunächst hier betrachtet und chher die in den übrigen Abtheilungen vorkommenden Besonderheiten hingefügt.

Die Gliederung der Siebröhren ist bei den in Rede stehenden Pflanzen

1) Vergl. Untersuchungen über die Organisation des Stammes d. einheim. Waldbäume; Jahresber. üb. d. Fortschritte d. Forstwissensch. etc. p. 125. — Vgl. ferner: Hartig, Ilst. Naturgesch. d. forstl. Culturpfl. Berlin 1851. — Bot. Ztg. 1858, 371; ibid. 1854, p. 51.

2) Mohl, Einige Andeutgn. über d. Bau d. Bastes, Bot. Ztg. 1855, 865. — Nägeli, Ueber Siebröhren, Sitzgsber. d. Münchener Acad. Febr. 1861. — Hanstein, Die Milchsaftgefässe verw. Organe etc. Berl. 1864. — Mohl nennt die Siebröhrenglieder Gitterzellen; schon Moldenhawer hatte dieselben theilweise als vasa propria unterschieden, jedoch unter dem Namen mit anderen Elementen vermengt.

durchaus ähnlich der der im vorigen Capitel betrachteten Gefässe. Sie gehen hervor aus Längsreihen gestreckter, cylindrischer oder prismatischer Zellen und diese bleiben an ihnen als ihre Glieder immer deutlich unterscheidbar und trennbar. An den Flächen, mit welchen die Glieder an gleichnamige grenzen, treten sie mit diesen in offene Communication durch die Siebplatten oder Siebfelder, circumscripte Wandstücke mit zahlreichen, sehr kleinen und perforirten Tüpfelchen, den Siebporen.

Die Gestalt der Röhrenglieder ist die soeben angegebene. Ihre Enden sind von einer ebenen oder (nach unten) leicht concaven Wand begrenzt und diese ist entweder annähernd horizontal, höchstens wenig schräge, und alsdann in der Regel um ein geringes breiter als die Mitte des Glieds; oder sie ist sehr stark geneigt, schneidet die Seitenwände einerseits unter sehr spitzem Winkel so dass jedes Gliedende einseitig meisselartig zugeschärft ist. Die Neigung der Endflächen ist in letzterem Falle in Stämmen, — wenn auch nicht ganz ausnahmslos und genau — gegen die Radialdurchschnittsebenen gerichtet.

Die erste der beiden Hauptformen, welche man die quer- oder flachendige nennen kann, ist die bei weitem vorherrschende, meist ausschliesslich vorhandene in den »primären« Gefässbündeln (Cap. VIII); die zweite, scharfendige die ebenso vorherrschende in dem secundären Baste der Dicotyledonen. Ausnahmen von dieser Regel stellen jedoch z. B. die exquisit scharfendigen Röhrenglieder in den Gefässbündeln der Calamus-Stämme und den Wurzeln von Aroideen (z. B. Philodendron Imbe) dar; und andrerseits die flachendigen des secundären Bastes von Fagus silvatica, Quillaja saponaria, Ficus elastica, Maclura, u. a. m.

Die Grösse der Siebröhrenglieder wechselt, zumal nach den Species, nicht minder als die der Gefässe. Für die Gliedlänge gilt ähnliches wie für diese; die Maxima der Querdurchmesser letzterer wurden auch von den weitesten Siebröhren nicht erreicht. Die weitesten Siebröhren erreichen einen Querdurchmesser von durchschnittlich nicht über 0,02 mm bis 0,08 mm: Cucurbita, Bignonia spec., Phytocrene, Calamus etc. Diesen gegenüber stehen äusserst enge und unscheinbare, zumal bei manchen, jedoch nicht allen Milchsaft führenden und succulenten Pflanzen (z. B. Asclepiadeen, Crassulaceen etc., vgl. Cap. VIII.

Einige Maasse grosser Siebröhrenglieder mögen nachstehend mitgetheilt werden; jedoch mit dem Hinzufügen, dass die Längenbestimmungen bei langen Gliedern, wegen der grossen Mühseligkeit sauberer Isolirung so zarter Organe, nur approximativ oder nach einzelnen Exemplaren gemacht sind.

Stamminternodien von		mm		mm
Cucurbita Pepo. . . .	Länge	0,370—0,450	Querdurchm.	0,045—0,050
Lagenaria vulgaris . .	-	0,125—0,200	-	0,025—0,040
Calamus Rotang . . .	-	bis über 2 mm	-	0,030—0,050
Potamogeton natans . .	-	0,275	-	bis 0,025
Bignonia spec. (Mohl) .	-	bis 1,85	-	0,450
Vitis vinifera, Bast . .	-	etwa 0,6		
Wurzel von Philodendron Imbe		bis über 2 mm		

Für die longitudinale und seitliche Aneinanderreihung der Glieder und die daraus resultirenden eventuellen Verzweigungen gilt wesentlich das Gleiche wie für die Gefässe.

Die Wände der Siebröhren sind immer weiche, nicht verholzte, farblose Cellulosemembranen. Die für sie charakteristischen Siebplatten kommen nur an denjenigen Flächen vor, wo die Glieder an gleichnamige angrenzen. Die Siebplatte ist ein scharf umgrenztes, einem grossen, seichten Tüpfel gleiches Wandstück, welches ursprünglich und oft zeitlebens in seiner ganzen Ausdehnung etwas schwächer verdickt ist als die Wand in seiner Umgebung. Sie ist abermals in ihrer ganzen Ausdehnung dicht bedeckt mit runden oder polygonalen Tüpfelchen, welche von einander getrennt sind durch schmale Membranstreifen; sie gleicht also einem feinen Sieb, Netz oder Gitter (Fig. 65—73). Die Siebplatten aneinanderstossender Röhrenglieder passen mit ihren sämmtlichen Tüpfelchen genau auf einander und in diesen verschwindet mit Beginn der Gewebedifferenzirung die Zwischenwand, so dass Löcher — die Siebporen — entstehen, durch welche eine offene Communication zwischen den benachbarten Gliedern hergestellt wird.

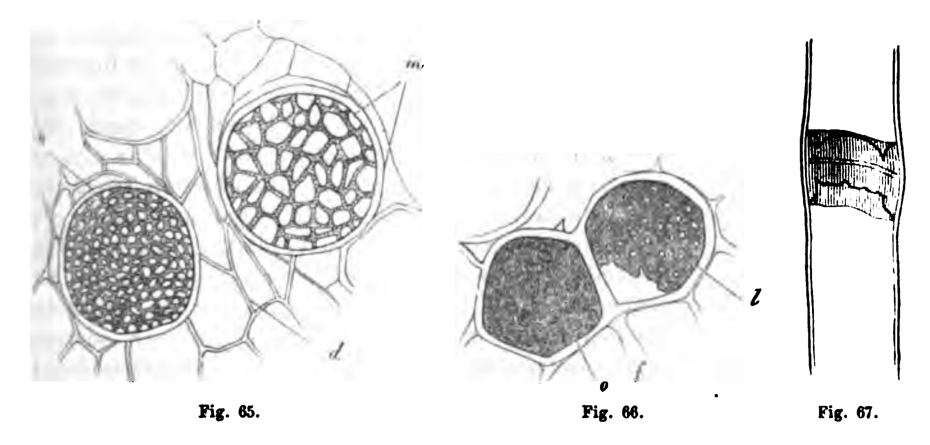


Fig. 65. Fig. 66. Fig. 67.

Die ursprüngliche Weite der Siebporen ist nach den Einzelfällen ungleich. Die weitesten kommen wohl bei Cucurbitaceen vor, wo die grössten (Cucurbita, Lagenaria) 5 μ und darüber erreichen; die meisten sind weit enger: bei genannten Cucurbitaceen nur 2 μ weit; auch für den Bast von Bignonia spec. gibt Mohl 2 μ an, was für die meisten Pflanzen ein zu hoher Durchschnittswerth sein dürfte; bei vielen Angiospermen mit kleinen Siebröhren sind sie jedenfalls enger, oft an der Grenze deutlicher Erkennbarkeit.

Auch bei der gleichen Pflanze, selbst in dicht bei einander liegenden Platten ist die Weite der Poren oft sehr ungleich; bei den grossen Röhren von

---

Fig. 65—67. Lagenaria vulgaris, erwachsenes Stengel-Internodium (375). — Fig. 65 u. 66 Querschnitte durch ein und dasselbe Siebröhren- (resp. Gefäss-) Bündel. *m* weitmaschige Siebplatte, die ganze horizontale Endfläche eines Gliedes einnehmend, freigelegt, in der Flächenansicht. *n* eine eben solche, engporigere. *l* eben solche, am einen Rande durch den Schnitt verletzt, callös, die Poren noch eng-geöffnet, das ursprüngliche Cellulosesieb durch die Callusmasse hindurch erkennbar. *o* Siebplatte von dem in Alkohol geronnenen Inhalt bedeckt. *d* zartes Parenchym. — Fig. 67. Seitenansicht der aufeinander stehenden Enden zweier Siebröhrglieder, die Platte bis zum völligen Verschluss der Poren callös, mitten zwischen den beiden Callusmassen ist das ursprüngliche Sieb erkennbar.

Cucurbita, Lagenaria, wo genauere Messung möglich ist, kann der Querdurchmesser der Poren benachbarter, sonst gleich entwickelter Platten ums dreifache verschieden sein (vgl. Fig. 65.) An einer und derselben Platte ist die Grössendifferenz der Poren meist gering, wenn auch merklich; nach Nägeli sind sie wenigstens bei Cucurbita in der Mitte durchschnittlich weiter als am Rande der Platte. Selten sind sehr erhebliche Grössen- und Formunterschiede auf einer Platte (vgl. Hanstein, l. c. Taf. III, Fig. 4, Cucurbita).

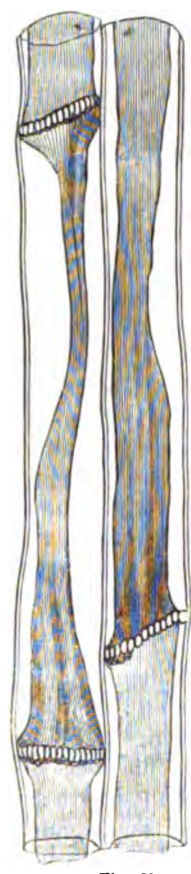


Fig. 68.

Nach den vorliegenden, für diese Frage nicht ausreichenden entwicklungsgeschichtlichen Daten kommt die beschriebene einfache Structur allen Siebplatten bei ihrer ersten Ausbildung zu. Viele behalten sie lange, vielleicht zeitlebens bei, andere verändern sich, indem sie die von Hanstein callös genannte Beschaffenheit annehmen. Die Veränderung besteht darin, dass die Membranstreifen der Platte nach allen Richtungen dicker werden. Senkrecht zur Fläche schwellen sie auf das drei- bis mehrfache der ursprünglichen Dicke an und werden auf ihrer Innenseite convex; in der Richtung der Fläche verbreitern sie sich derart, dass die ursprünglichen Poren zu engen cylindrischen Canälchen eingeengt werden, welche sich nur zwischen den Convexitäten der Innenflächen trichterförmig erweitern. Die einzelnen Membranstreifen einer Platte nehmen an der callösen Verdickung oft ungleichen Antheil; letztere nimmt auf einer Fläche von der Mitte gegen den Rand hin allmählich zu oder ab, auf beiden Flächen findet in dieser Beziehung gleiches oder entgegengesetztes Verhalten statt; die Gesammtform der callösen Platte kann daher biconvex, biconcav, auch planconvex u. s. w. sein. Manchmal sind die Ungleichheiten der Verdickung auch unregelmässig über eine Fläche vertheilt. Die callöse Verdickung kann endlich in der Richtung der Fläche bis zum völligen Verschluss der Canälchen gehen. Man findet oft Siebplatten bedeckt mit einer dicken Callusmasse, welche undurchbrochen ist und in welcher nur noch durch senkrechte Streifen und durch Trichterdepressionen auf den Flächen die Canälchen angedeutet sind; andere, bei welchen selbst diese Andeutung nicht bemerkt wird (Fig. 67, 76).

Die callöse Platte besteht immer aus drei Lamellen, einer mittleren und zwei dieser beiderseits aufliegenden, von welch letzteren jede einem der beiden Röhrenglieder angehört. Die Mittellamelle ist das ursprüngliche Cellulosesieb. Die Calluslamellen sind im frischen Zustand homogen, farblos, anscheinend weich, bei durchfallendem Lichte von dem eigenthümlich bläulichen Glanz

Fig. 68. Cucurbita Pepo. Erwachsenes Internodium, Längsschnitt, Stücke von 2 Siebröhren mit mässig callösen, die Endflächen einnehmenden Platten. Der Inhalt beider durch Alkohol zusammengezogen, den Platten jedoch anhaftend und durch die Poren aus einem Gliede ins andere gehend.

gallertiger Membranen; sie werden durch Jod-Jodkaliumlösung gelb, durch Chlorzinkjod intensiv braungelb gefärbt, in Schwefelsäure quellen sie bis zur völligen Unkenntlichkeit. Auch durch Alkalien, zumal Kalilösung, durch die Schulze'sche Mischung findet eine solche Quellung statt. Man kann mit diesen Reagentien die Callusmasse von dem zurückbleibenden Cellulosesieb völlig entfernen.

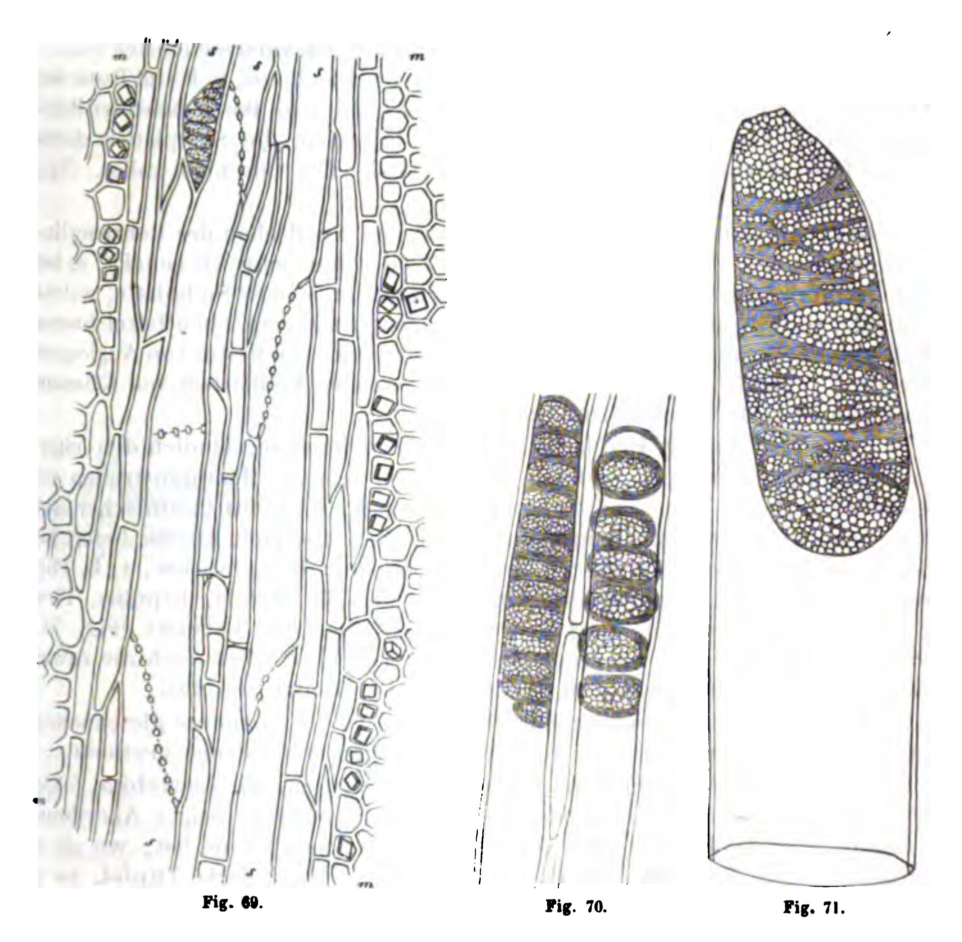


Fig. 69. Fig. 70. Fig. 71.

An dem Rande der Siebplatte, gegen die angrenzende Membran hin, hört die Callusmasse ziemlich scharf umschrieben auf.

Fig. 69, 70. Vitis vinifera, Bast eines mehrjährigen, 1^{cm} dicken Astes, im Sommer Anfang Juli). Fig. 69 (145) Tangentialschnitt. *s, s* Siebröhren, die geneigten und eine horiontale leiterförmige Endfläche längs durchschnitten, mit Ausnahme einer am oberen lande, welche schräg gegen ihre Fläche gesehen wird. *m, m* Markstrahlen. — Fig. 70, Radialchnitt; zwei von einander durch schmale Parenchymzellen getrennte leiterförmige Endlächen von Siebröhren in Flächenansicht (375).

Fig. 71. Calamus Rotang (spanisches Rohr). Ende eines durch Maceration freigelegten iebröhrengliedes (375).

Nach allen diesen Erscheinungen ist die Callusmasse eine Auflagerung auf das ursprüngliche Cellulosesieb. Ueber die Bedingungen ihres Auftretens und über ihre physiologische Bedeutung bedarf es noch weiterer Untersuchungen. Nach einigen Erfahrungen an Cucurbita und Lagenaria scheint hier die callöse Verdickung einzutreten und zuzunehmen in dem Maasse, als die Siebröhren alt werden, und bei den erstgebildeten (peripherischsten) eines Gefässbündels sehr schnell bis zum völligen Verschluss des Siebes vorzuschreiten. Bei manchen Pflanzen findet man Siebröhren ohne und mit den verschiedensten Graden des Callus dicht bei einander, z. B. Lagenaria; bei anderen, z. B. im Baste von Quillaja, sind nur callöse, aber dabei offene bekannt. Im Baste mehrerer Holzgewächse — Vitis, Tilia — finde ich zur Winterszeit alle Siebplatten durch Callus fest verschlossen; im Hochsommer sind sie offen und nicht callös. Vgl. Fig. 69, 74 und 76.)

Die Siebplatten stehen ausnahmslos auf den Endflächen der Röhrencylinder. Sind diese Flächen horizontal gestellt oder nur schwach geneigt, so hat jede in ihrer ganzen Ausdehnung die Eigenschaften einer Siebplatte, welche einfache Querplatte heissen mag; dies also in sämmtlichen oben bezeichneten Fällen der ursprünglichen Gefässbündel und des primären Bastes von Angiospermen (vgl. Fig. 65—67), bei den schwächer geneigten Endflächen von Calamus, im secundären Baste von Fagus, Quillaja.

An stark schrägen Endflächen liegen die Siebplatten, ähnlich den leiterförmigen Gefässöffnungen und wie diese durch schmale Membranstreifen von einander getrennt, reihenweise übereinander, und zwar meist in einfacher, selten stellenweise unregelmässig mehrfacher Reihe. Beispiele hierfür liefert besonders der oben erwähnte secundäre Bast dicotyler Holzgewächse, z. B. Phytocrene, Bignonia, Tilia, Juglans, Vitis (Fig. 69—70), Betula, Populus, Pirus communis[1]) u. v. a.; die stark schrägen Endflächen von Calamus (Fig. 71), Philodendron Imbe etc. Im secundären Baste von Vitis haben auch die zuweilen vorkommenden horizontalen Gliedenden leiterförmige Structur.

Auf den Seitenflächen der Röhrenglieder, wo sie an andere gleichnamige grenzen, sind Siebplatten nach den einzelnen Fällen verschieden vertheilt.

Bei den meisten Formen mit einfachen Querplatten, wie Cucurbita, fehlen sie auf den Seiten nicht selten oder sie kommen in unregelmässiger Anordnung vor und sind dann gewöhnlich relativ klein. Die Seitenwand hat, wo sie an ungleichnamige Elemente grenzt, zerstreute, gewöhnlich flache Tüpfel; sie ist gerade bei diesen Formen sehr weich und dehnbar, nach Maceration in Kali lässt sich ihre innere Lage lang ausziehen. Unter diesen Formen machen die Röhren des secundären Bastes von Ficus elastica und Fagus silvatica anscheinend eine Ausnahme, indem bei ihnen die nach der Peripherie und Mitte des Stammes gekehrten Seitenflächen dicht bedeckt sind mit Siebplatten, welche durch nur schmale, faserähnliche Streifen von einander getrennt werden[2]). Diese seitenwandständigen Platten sind äusserst zart und es ist nicht entschieden, ob sie

1) Vgl. Mohl, l. c. Dippel, Mikroskop, p. 254 u. a. Mohl's Figur 14 von Pirus stellt die theilweise Flächenansicht dreier schräger Endflächen dar.

2) Mohl, l. c. Dippel, Mikroskop p. 255.

wirklich Poren haben oder nur den Siebplatten ähnlich gegitterte Wandstücke sind.

Bei den Röhren mit leiterförmigen Endflächen setzt sich von diesen aus die Reihe der Platten meist ganz allmählich auf die angrenzenden Seitenflächen, und zwar ganz vorwiegend die radialen fort, im Baste der Dicotyledonen wohl immer so, dass die Platten auf den Seiten kleiner werden und weiter aus einanderstehen als auf den Endflächen.

Der Inhalt der frischen, intact in Wasser liegenden Siebröhre sieht wasserhell aus. Nähere Untersuchung zeigt, dass die Wand jedes Röhrengliedes ringsum ausgekleidet wird von einer zusammenhängenden dünnen Schicht fast homogener, protoplasmaähnlicher, schleimiger Substanz. Diese Schicht

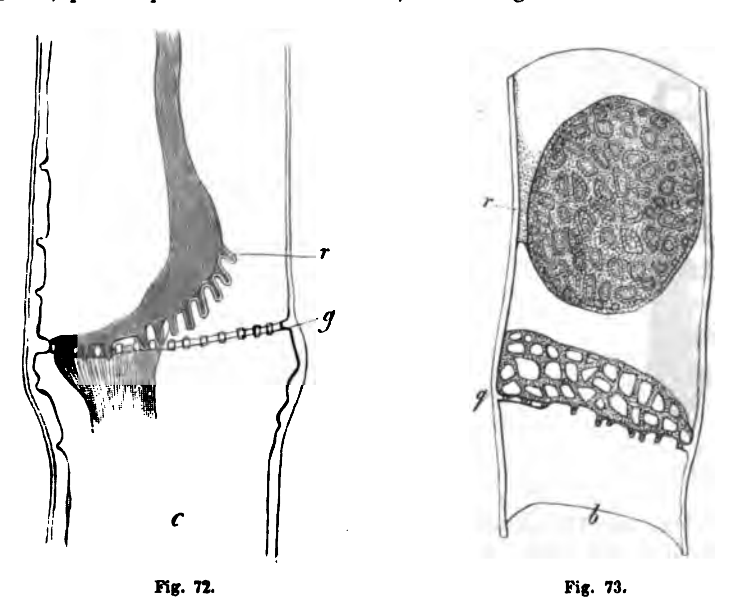


Fig. 72. Fig. 73.

ngibt in der Mitte des Gliedes wasserhelle Flüssigkeit, welcher die für den halt der Siebröhrenbündel wenigstens bei Cucurbita charakteristische, alkache Reaction 1) zuzuschreiben sein wird. An dem einen, seltner an beiden

Fig. 72, 73. Zwei grosse Siebröhren von Lagenaria vulgaris im Längsschnitt, Grenze eier Glieder, nach Einwirkung von Alkohol und Jodlösung. In Fig. 72 ist *g* die nicht callöse itporige, horizontale Querplatte genau in der Längsschnittansicht; *r* der zusammengezogene altschlauch mit der dichten Schleimansammlung. Die Fortsätze des letzteren gehen auf linken Seite durch die Poren, auf der rechten Seite (*r*) sind sie beim Schneiden aus diesen usgerissen worden. In Fig. 73 liegt die Querplatte (*g*) schräg, die in dem Präparat vordene Hälfte derselben wird daher im Durchschnitt und schräg gegen die Fläche gesehen. geronnene Schleiminhalt ist beim Schneiden ganz von ihr abgerissen und die Schleimte, welche ihr auflag (*r*), hat sich oberhalb umgedreht, derart dass sie ihre ganze, vorher lie intacte Siebplatte grenzende Fläche dem Beobachter zukehrt. Die vorher in die Poren epassten Ausstülpungen erscheinen auf derselben als Ringe (375).

1) Vgl. Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 257.

Enden des Gliedes umschliesst sie eine anscheinend dichte, glänzende Schleimansammlung, welche auf der Siebplatte entweder als dünne Lamelle oder als ein Pfropf von relativ beträchtlicher Höhe aufliegt. Gewöhnlich findet sich diese Schleimansammlung nur in dem einen Ende des Gliedes und zwar, bei Cucurbita nach Nägeli, in etwa $^4/_5$ der Fälle in den (auf den ganzen Pflanzentheil bezogen) oberen, also auf der unteren Fläche der Siebplatte. Dem Schleim und besonders seinen Endanhäufungen sind in sehr vielen Fällen zahlreiche, sehr kleine Amylumkörnchen eingelagert[1]). Briosi fand diese in den Stengeln

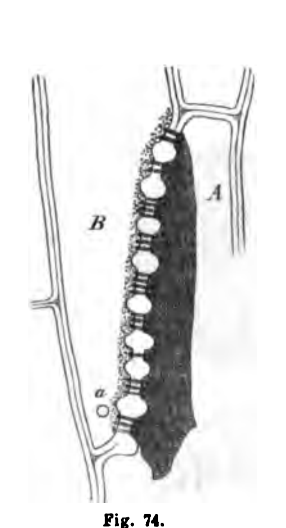


Fig. 74.

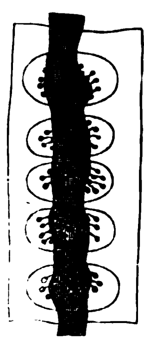


Fig. 75.

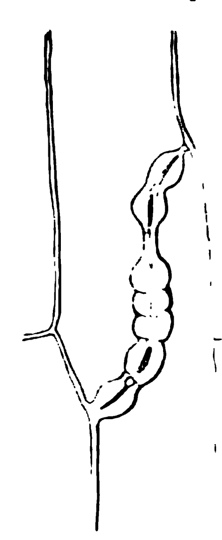


Fig. 76.

und Blattstielen von 129 unter 146 untersuchten Arten. An den Siebplatten geht der Schleiminhalt durch die Poren von einem Röhrengliede in das nächste. Man sieht ihn, zumal an callösen Platten und wenn er durch Jod gelb gefärbt ist, alle Poren ausfüllend, und wie eine natürliche Injectionsmasse die offene Wegsamkeit derselben demonstrirend (Fig. 68, 74). Wo die Grösse der Theile ein

Fig. 74, 75. Vitis vinifera, Bast; von demselben Aste wie Fig. 69 am gleichen T... präparirt (600).

Fig. 74. Tangentialschnitt durch die leiterförmige Grenzfläche zweier Siebröhrenglieder A und B. In A der durch Alkohol geschrumpfte dichte Schleimpfropf, durch alle Siebporen nach B hinüber stumpfe Fortsätzchen sendend. a ein Amylumkörnchen. — Fig. 75. Radialschnitt, nach Einwirkung von absolutem Alkohol, Zerstörung des Amylum durch kurze Einwirkung starker Kalilösung (welch letztere eine geringe Quellung der Membran bewirkt h...) nachheriger Auswaschung des Kali und Jodzusatz. Stück einer leiterförmigen Wand in der Flächenansicht, unter demselben der geschrumpfte Schleiminhalt des einen angrenzenden Gliedes, welcher durch die Poren knopfförmig endende Fortsätzchen in das andere — bei ... Lage des Präparats nach oben — sendet.

Fig. 76. Bast aus einem mehrjährigen, 1,5 cm dicken Ast derselben Pflanze im Win... Callöse geschlossene Wand zwischen zwei Siebröhrengliedern, Tangentialschnitt (400 . —

1) Briosi, Ueber allgemeines Vorkommen von Stärke in den Siebröhren. Bot. Ztg. 18.. p. 305. Vgl. auch Sachs, Exp. Physiol. p. 383 ff.

genaue Untersuchung ermöglicht, ist aber ersichtlich, dass er nicht als homogene Masse gleichsam von dem einen Gliede ins andere durchfliesst, sondern dass die wandbekleidende Schicht des einen Ausstülpungen in die Poren sendet, welche diese ausfüllen und an der Grenze des nächsten Gliedes blind endigen; entweder einfach abgestumpft in der Fläche der Siebplatte, oder mehr oder minder blasig erweitert über diese hinaus in den Raum des nächsten Gliedes ragend, an ihrer Durchtrittstelle durch die Platte eingepasst in entsprechende Lücken der Wandbekleidung des Gliedes, in welches sie eintreten (Fig. 72—75). Nach den vorliegenden Daten gehen die Ausstülpungen an einer Siebplatte immer nur nach einer Seite, also von dem Gliede *a* nach *b*, nicht auch umgekehrt; und zwar von der Fläche, auf welcher die stärkere Schleimansammlung ist, nach der anderen. Sie sind ihrerseits von dem Schleiminhalt gleichfalls erfüllt. Nach Briosi's Angabe, dass die Stärkekörnchen öfters in den Siebporen stecken, müssen sie öfters auch Stärkekörnchen umschliessen. Es ist dies noch genauer zu prüfen. Die Stärkekörnchen sind unzweifelhaft dicht auf der Siebplatte, also auch auf den Poren vorzugsweise reichlich angesammelt. Sie können aber nicht so leicht und allgemein in und durch die Poren treten, weil sie oft grösser, bei Vitis zur Zeit der lebhaftesten Vegetation z. B. durchschnittlich doppelt so breit sind als diese (Fig. 74 *a*).

Die beschriebene Structur ist an der frischen intacten Siebröhre vorhanden. Sie tritt jedoch nach Einwirkung von Reagentien weit deutlicher hervor. Unter Einwirkung von Alkohol gerinnt die protoplasmaähnliche Wandauskleidung längs der Seiten der Glieder sofort, löst sich von der Membran los und zieht sich zu einem relativ schmalen, längsfaltigen, aber geschlossen bleibenden Sacke zusammen, welcher die Mitte des Gliedes einnimmt. (Fig. 68, 72, 74). An der die Siebplatte berührenden, durch die Ausstülpungen in den Poren befestigten Fläche behält der Sack die ursprüngliche oder wenigstens die Breite des porenführenden Wandstücks; er ist daher gegen diese Fläche hin mehr oder weniger rasch conisch erweitert; die durch und in die Poren tretenden Ausstülpungen ändern ihre Form und Lage nicht oder wenig.

Jodpräparate rufen dieselben Formveränderungen hervor und färben die ganze Wandauskleidung und die terminalen Schleimansammlungen intensiv gelb bis gelbbraun, die Amylumkörnchen violett [1]); und zwar tritt diese Färbung immer bei den in Rede stehenden Theilen weit rascher ein als bei den Callusmassen, so dass sie eventuell beide leicht von einander unterscheiden lässt, was zumal bei schwach verdickten und weitporigen Siebplatten das Verständniss des Baues erleichtert, insofern hier die in der Flächenansicht der Platte nothwendiger Weise ähnlichen Figuren der Siebplatten einerseits und der sie bedeckenden Schleimplatten mit ihren Ausstülpungen andrerseits auf den ersten Blick oft schwer zu unterscheiden sind. Nach dem erwähnten Verhalten zu Alkohol und Jodpräparaten und den übrigen bekannten chemischen Reactionen [2]) besteht der Schleiminhalt der Siebröhren, sowohl der seitliche Wandüberzug als die Endanhäufungen, ähnlich dem Protoplasma, der Haupt- und Grundmasse nach aus eiweissartiger Substanz. Ob er als Protoplasma schlechthin bezeichnet werden darf ist zweifelhaft; weniger wegen der geringen Differenzen der

1) Vgl. Briosi, l. c.

2) Vgl. Sachs, Flora 1863, p. 88.

Jodreaction des Schleimes und des Protoplasmas der umgebenden Gewebe bei Cucurbita[1]), als darum, weil das Protoplasma ein neben seiner stofflichen Beschaffenheit durch eine bestimmte Organisation oder Structur ausgezeichneter Körper ist, welche sich ausdrückt in den Protoplasmabewegungen, den Zellkerndifferenzirungen u. s. w., und weil Erscheinungen wie die letztgenannten an dem Siebröhreninhalt nicht beobachtet sind.

§ 44. Bei den Gymnospermen und farnartigen Pflanzen finden sich, an den gleichen Orten wie die Siebröhren der Angiospermen, Röhren, welche nach ihrer grossen Aehnlichkeit mit jenen gewiss mit Recht den gleichen Namen führen, jedoch einige Verschiedenheiten, zumal in der Inhaltsbeschaffenheit zeigen.

Die Siebröhren der untersuchten Gymnospermen: — z. B. Larix, Abies pectinata, Juniperus, Sequoja gigantea, Salisburia, Ephedra, Gnetum, Encephalartos — sind in der Gestalt und durchschnittlichen Grösse der Glieder den im Baste dicotyler Holzgewächse häufigen mit meisselartig zugeschärften Gliedenden ähnlich. Sie können gleich diesen eine erhebliche Weite erreichen, z. B. $0,030^{mm}$ im secundären Baste aller Wurzeln von Abies pectinata. Die schrägen Endflächen sehen im Stamme und in den Wurzeln nach den Radialflächen (Markstrahlen) zu. Ueber die Endflächen und die ganze übrige radiale Seitenfläche sind Siebplatten ziemlich gleichförmig vertheilt in eine oder zwei Längsreihen. Sie bilden rundliche, durch hohe Interstitien getrennte, selten quergezogene, durch schmale Leitersprossstreifen getrennte Flecke, welche grob gegittert und in den Lücken des groben Gitters erst mit sehr zarter Siebgitterung versehen sind (Fig. 77, 78). An der offenen Wegsamkeit der engen Siebporen zu zweifeln, liegt bei der grossen Aehnlichkeit mit den gleichnamigen Theilen dicotyler Gewächse kein Grund vor. Direct nachgewiesen ist sie aber nicht und der Nachweis darum bis jetzt unmöglich gewesen, weil die Röhren bei den in Rede stehenden Pflanzen fast ausschliesslich von wasserheller Flüssigkeit erfüllt sind. Die Massen eiweissartig reagirenden, Amylum führenden Schleims, welche bei Dicotylen ihre Fortsätze durch die Siebporen senden, wurden bei den hier in Rede stehenden Gewächsen bis jetzt nicht gefunden; der Wand der Röhren sind innen nur spärliche, sehr kleine, durch Jod gelb werdende Körnchen angelagert; die stoffliche Beschaffenheit der Inhaltsflüssigkeit bedarf noch der Untersuchung. Callusbildung konnte ich gleichfalls nicht finden, einen zweifelhaften Fall in der Wurzel von Abies pectinata abgerechnet.

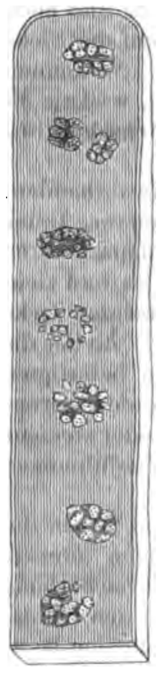


Fig. 77.

Fig. 77. Sequoja gigantea. Ende eines Siebröhrengliedes aus dem Baste eines alten Stammes von einer Radialfläche aus gesehen. Die nach oben gekehrte (radiale) Seitenwand ist schraffirt. Auf ihr kleine, gruppenweise beisammenstehende Siebfelder mit sehr feinen, nur hie und da durch Punkte angedeuteten Poren (375).

1) Nägeli, l. c. p. 16.

Unter den Farngewächsen hat eine Anzahl Formen mit relativ grossen, weiten Gefässbündelelementen unter diesen solche, welche sowohl ihrer Stellung (vgl. Cap. VIII) als ihrer Structur nach den Siebröhen beizuzählen sind. Es gilt dies für manche Polypodiaceen, z. B. Pteris aquilina (Fig. 79), Marsiliaceen (Marsilia Drummondi und Verwandte), Cyatheaceen, Osmundaceen, Ophioglosseen, nach Dippel für die Equiseten und wenigstens die grösseren Lycopodien [1].

Bei den Equiseten und den Ophioglosseen bestehen dieselben, nach Dippel und Russow, aus prismatisch-röhrigen Gliedern, welche mit horizontalen, callös-siebporigen Querwänden in Längsreihen übereinander stehen. Die Seitenwände sind frei von Siebtüpfeln.

Fig. 78.

In den anderen genannten Fällen sind die Röhrenglieder mit spitzen Enden (bei Marsilia auch mit horizontalen) an einander gesetzt und sowohl auf diesen als auf der ganzen an gleichnamige Elemente grenzenden Seitenfläche mit Siebfeldern versehen. Letztere sind gewöhnlich quergezogen, je nach der Breite der Wandfläche eine oder mehrere Reihen bildend, und in diesen entweder dicht beisammen stehend, nur durch schmale Wandstreifen von einander getrennt (Fig. 79, *B*) oder in weiteren, alsdann meist sehr ungleichen Abständen von einander. Die Siebfelder sind nicht callös. Ihre Poren, soweit sie erkannt werden können, sehr eng, rund, bei Marsilia nach Russow auf einem Felde sehr zahlreich, in den von mir untersuchten Fällen (Pteris aquilina, Cyathea, Alsophila spec., Osmunda) wenig zahlreich, relativ weit auseinander gestellt. Die Wand der Röhren ist in den Siebfeldern dünn, im übrigen stark verdickt, geschichtet, weich, in Wasser augenscheinlich quellend. Der Inhalt dieser Röhren ist reichliche wässerige Flüssigkeit und eine dünne, durch Jod gelb werdende Wandschicht, welche überall, zumal an den Gliedenden und den seitlichen Siebfeldern, zahlreiche

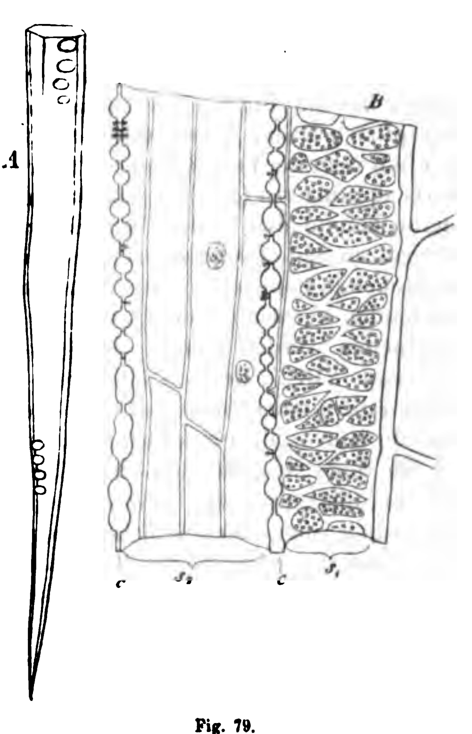


Fig. 79.

Fig. 78. Encephalartos pungens, Bast eines alten Stammes. Stück der Radialwand einer Siebröhre (375).

Fig. 79. Pteris aquilina, Rhizom. *A* Ende eines Siebröhrengliedes, durch Maceration

1) Dippel, Bericht d. 39. Versamml. deutscher Naturforscher zu Giessen, 1864, p. 146, Taf IV. — Idem, D. Mikroskop, p. 195, 203. — Russow, Vgl. Unters. p. 5, 101, 118, 129, 142.

sehr kleine, der Wand fest anhaftende Körnchen enthält. In eingetrockneten Röhren findet man auch die Enden von homogener brauner Masse erfüllt. Jene Körnchen sind kein Amylum; sie werden durch Jodpräparate intensiv gelb. Maceration in diluirter Kalilösung zerstört sie auch bei mehrtägiger Dauer nur theilweise. Ihre dichte Anhäufung und ihr zähes Haften auf den Siebfeldern hindert meistens eine klare Entscheidung über die Wegsamkeit der Poren; doch glaube ich, bei Pteris aquilina an dünnen Längsschnitten deutlich gesehen zu haben, dass die Körnchen aneinander stossender Siebröhren mittelst dünner, fadenförmiger, durch die Poren quer durchgehender Fortsätzchen verbunden sind (Fig. 79, *c*).

Die Röhren stehen an Weite den mittleren und stärkeren der Gymnospermen nicht nach. Die Länge der einzelnen Glieder ist in den untersuchten Fällen (Pteris aquilina, Cyatheaceen) eine beträchtliche, 1—3 mm. Bei den Marsilien erreichen sie nach Russow sogar die Länge eines ganzen Internodiums, also von mehreren Centimetern, eine Angabe, welche jedoch vielleicht in dem leicht möglichen Uebersehen von Gliedenden an den nach Maceration frei präparirten Röhren ihren Grund haben mag.

Bei den grösseren einheimischen Lycopodien (L. clavatum, annotinum) kommen im Gefässbündel des Stammes Organe vor, welche nach ihrer Stellung und Weite mit den Siebröhrengliedern der besprochenen Farne grosse Aehnlichkeit haben. Sie sind prismatisch und sehr langgestreckt, so dass man ihre zugespitzten Enden auf Schnitten selten zu sehen bekommt. Ihr Inhalt stimmt auch mit dem der Farnsiebröhren überein. Die deutlich gegitterten, denen von Pteris aquilina fast gleichen Siebplatten, welche Dippel auf ihren Seitenwänden angibt, konnte aber weder Hegelmaier[1]) noch ich finden. Vielmehr sah ich auf der ganzen Seitenwand zahlreiche kleine, einzeln oder gruppenweise beisammenstehende Tüpfelchen, an welchen auch jene wandständigen, durch Jod gelb werdenden Körnchen haften, wie bei Pteris aquilina, von welchen aber nicht entschieden werden konnte, in wieweit sie etwa offene Siebporen sind (vgl. auch Cap. VIII). Bei den kleineren Lycopodien, den Selaginellen, bei sehr vielen Filices mit kleinen und aus engen Elementen zusammengesetzten Gefässbündeln (vgl. z. B. unten Fig. 160, Polypodium vulgare) werden die Orte, wo sich die Siebröhren bei den bisher besprochenen Formen befinden, eingenommen von Elementen der gleichen Gestalt, Inhalts- und allgemeiner Wandbeschaffenheit, aber ohne deutliche Siebfelder oder Siebporen. Ob letztere wirklich fehlen und die betreffenden Elemente nur die morphologischen Aequivalente von Siebröhren sind, ist für diese Fälle, auch für die Lycopodien, noch genauer

isolirt (142). *B* Stück eines dünnen Längsdurchschnitts. Derselbe hat 2 Siebröhren, s_1 und s_2, ohngefähr halbirt, und diese sind so gezeichnet, dass die Schnittfläche gegen den Beobachter sieht, die unverletzt gebliebene Seite hinten liegt. Letztere ist blasser, was in der Schnittfläche liegt, dunkeler gezeichnet. s_1 grenzt rechts an durchschnittene Parenchymzellen; links an s_2; hinten gleichfalls mit breiter siebfelderiger Fläche an einer Siebröhre und hinten am linken Rande, mit glatter Wand, an Parenchymzellen. s_2 grenzt mit seiner ganzen glattwandigen Hinterseite an Parenchym (in 2 der Zellen ist der Kern angedeutet), rechts und links an Siebröhren. *c, c* Durchschnitte der Siebtüpfel führenden Wände (375).

1) Bot. Ztg. 1872, 778.

zu untersuchen. Ich möchte in den zweifelhaften Fällen das Vorhandensein der Siebröhren um so weniger in Abrede stellen und die Frage um so eher als eine offene behandeln, als gerade diese Organe zur Vorsicht mahnen, denn vor 22 Jahren hatte, ausser Hartig, noch kein Botaniker eine Ahnung von dem charakteristischen Bau der ausgezeichnetsten unter ihnen.

Capitel VI.

Milchröhren.

§ 45. Bestimmte, als bei Verletzung »milchend« bekannte, den unten zu nennenden Familien oder Genera angehörende Pflanzen enthalten in Röhren bestimmten Baues und bestimmter Entwicklungseigenthümlichkeit eine milchig trübe Flüssigkeit, welche den Namen **Milchsaft** führt und nach welcher die Röhren selbst **Milchsaftröhren** oder **Milchröhren** zu nennen sind.[1])

Die Röhren durchziehen die Theile continuirlich auf weite Strecken, vorzugsweise an turgescente, zumal parenchymatische Elemente angrenzend. Sie sind ihrerseits mit der milchigen Flüssigkeit völlig angefüllt, ihre Wände, wenn auch manchmal stark verdickt, immer weich, leicht zusammenzudrücken. Wird daher eine Röhre irgendwo verletzt, so presst der von den angrenzenden turgescenten Geweben ausgeübte Druck die Milch aus der Oeffnung hervor.

Die Wand der Milchröhren ist immer eine weiche, anscheinend wasserreiche, die charakteristische Blaufärbung durch Jodpräparate leicht zeigende Cellulosemembran. Von den Details ihrer Structur wird unten die Rede sein.

Innerhalb der Wand sind weder Protoplasma noch Zellkerne zu erkennen. Allerdings haben manche geronnene feinkörnige Milchsäfte, z. B. die der Cichoriaceen, mit geronnenem Protoplasma Aehnlichkeit, oder es bleibt in theilweise entleerten Röhren nach Einwirkung von Alkohol, Jodlösung u. s. w. streckenweise ein Wandbeleg, welcher einer geronnenen protoplasmatischen Wandauskleidung gleicht. Weitere Untersuchungen werden daher vielleicht einen Protoplasmakörper nachzuweisen im Stande sein. Bei der Schwierigkeit, zur Erkennung eines solchen scharfe anatomische Merkmale zu finden, und den dermaligen mangelhaften Kenntnissen, welche wir sowohl über die Anatomie als Physiologie und Chemie der Milchsäfte besitzen, können diese jedoch für nichts anderes als Flüssigkeiten betrachtet werden.

Wie der Name sagt, bestehen zunächst alle Milchsäfte aus einer wässerigen, an und für sich klaren Flüssigkeit, in welcher zahlreiche ungelöste kleine Körper emulsionsartig suspendirt sind. In den meisten Fällen sind beide Theile, die Flüssigkeit und die Körperchen, farblos, die Milch weiss, seltener ist die Milch orangeroth (Chelidonium) oder schwefelgelb (Argemone-Arten), ohne dass in diesen Fällen der Antheil, welchen jeder der beiden Theile an der Färbung hat, genau bestimmbar wäre.

---

1) Milchsaftgefässe, Vasa lactifera, lactea, oder Lebenssaftgefässe, Vasa laticis der Autoren.

Die klare wässerige Flüssigkeit enthält, wie die Analysen technisch verwendbarer Milchsäfte lehren, sehr mannichfaltige Körper in Lösung, andere, wie die Gerinnungserscheinungen andeuten, in hochgradig gequollener Form. Allgemein kommen in diesen beiden Formen in den Milchsäften vor Gummiarten. Zucker, kleine Mengen Eiweiss, manchmal Pectinkörper (z. B. für Lactuca-Arten angegeben), sodann in vielen, besonders bei Aroideen, Musa, auch Cichoraeeen, Euphorbia Lathyris, Gerbstoff; die in Wasser löslichen eigenartigen Bestandtheile mancher im eingetrockneten Zustande officineller Milchsäfte, wie z. B. das an Meconsäure gebundene Morphin im Opium; endlich wohl der grösste Theil der bei den Analysen auftretenden Aschenrückstände. Bezüglich der Form des Vorkommens letzterer in der lebenden Pflanze verdient das überaus reichliche Vorkommen apfelsaurer Salze, zumal von Kalkmalat, im Milchsafte wenigstens mancher Euphorbien hervorgehoben zu werden. In dem officinellen Euphorbium (E. resinifera Berg) ist letzteres Salz reichlich gefunden: in dem Milchsafte jähriger Pflanzen von E. Lathyris kommt es im Herbste in so grosser Menge vor, dass es in einem ausfliessenden Tropfen Milchsaft an der Luft sofort in zahllosen Krystallen anschiesst. [1]).

Sobald ein Milchsaft mit der Luft in Berührung kommt, desgleichen und noch rascher bei Einwirkung von Wasser, Alkohol, Aether, Säuren, treten in der bisher anscheinend homogenen klaren Flüssigkeit selbst — und unabhängig von dem durch Mohl (Bot. Ztg. 1843, Nr. 33) hervorgehobenen Zusammenfliessen der ungelösten Körperchen — Gerinnsel auf, welche letztere zusammenballen und sich mit ihnen von der klaren Flüssigkeit absondern. Diese unter Einwirkung so verschiedenartiger Agentien eintretenden Gerinnungserscheinungen deuten ganz besonders auf eine complicirte Zusammensetzung der Flüssigkeit und verdienen genauere Untersuchung.

Die suspendirten Körper sind in der Flüssigkeit in verschiedener Menge, die Trübung letzterer in verschiedenem Grade vorhanden, je nach dem Alter des Pflanzentheils und je nach Species. Schwache Trübung zeigen z. B. Morus Nerium, Stapelia; dichte weisse Milch die meisten Ficus- und Asclepiasarten. Abgesehen von den nachher zu beschreibenden Amylumkörnern der Euphorbien haben die Körperchen die Form runder Körner. Diese sind in den meisten Fällen — z. B. Euphorbia und alle Pflanzen mit netzförmigen Röhren — unmessbar klein, in den ausgetretenen Tropfen in lebhafter Brown'scher Molekularbewegung. Grössere Körner zeigt der Milchsaft von Artocarpeen und Moreen. Sie haben bei Ficus Carica durchschnittlich etwa 3 μ Durchmesser (1,4 μ — 5,6 μ) und lassen, wie Caruel [2]) fand, concentrische Schichtung erkennen, die grösseren drei, ungefähr gleichdicke Schichten um einen kleinen Kern, die kleinern nur 2 Schichten. Die äusserste Schicht ist durch verschiedene Lichtbrechung von den innern scharf abgesondert. Wesentlich die gleiche Structur haben die Körner des Milchsafts von Ficus elastica, Broussonetia papyrifera, Maclura aurantiaca, auch, wenngleich weniger scharf, die sehr ungleich grossen

---

1) Die chemische Bestimmung der Krystalle verdanke ich der Freundlichkeit von Prof Flückiger.

2) Sur les granules particuliers du suc laiteux du figuier. Bulletin de la Soc. bot. de France XII (1865), p. 278.

von Morus nigra. Alle diese Körner sind weich und klebrig, sie kleben und ballen sich nach dem Austritt aus der Pflanze leicht zusammen.

Der schwach trübe Milchsaft, welcher aus jungen Blattstielen von Nerium Oleander austritt, enthält blasse, anscheinend homogene, öfters zu 2 oder mehreren zusammenhängende Kugeln von ungleicher Grösse, die grösseren die der Feige übertreffend. Bedeutend grössere Kugeln werden für Musa angegeben.

Ueber die chemische Beschaffenheit der Körner geben die vorhandenen Analysen die Auskunft, dass sie — abgesehen von relativ sehr kleinen Quantitäten für besondere Einzelfälle charakteristischer Stoffe, wie z. B. den in Wasser unlöslichen Opium-Alkaloiden — einerseits unter dem Namen Harze zusammengefasst werden können, andrerseits aus Kautschuk bestehen. Dazu kommen relativ kleine Mengen von Fett und wachsartigen Körpern, von welch letztern nur für Galactodendron eine grössere Quantität (Solly's Galactin) angegeben wird. Harze herrschen z. B. vor in den Euphorbien, im Opium. Kautschuk wird dagegen in den Milchsäften sehr zahlreicher, den verschiedensten Dicotyledonenfamilien angehörender Arten angegeben. Es bildet theils den ganz vorherrschenden der in Wasser unlöslichen Bestandtheile derselben, wie in den das Kautschuk des Handels liefernden Euphorbiaceen (Hevea-Arten), Artocarpeen (Ficus-Arten, Castillea), Apocyneen (Arten von Haucornia, Urceola, Landolphia, Vahea), zu welchen nach vorhandenen Angaben noch Asclepiadeen (Calotropis gigantea) und Lobelia Cautschuk hinzuzufügen wären [1]). Anderntheils soll es nach unsichern Angaben manchen Milchsäften, z. B. von Lactuca virosa, Papaver somniferum, in kleinen Quantitäten beigemengt sein. Unsicher bleibt, ob der als Kautschuk oder »Federharz« bezeichnete Bestandtheil überall derselbe chemisch bestimmte Körper ist. Unsicher ist ferner, ob der oder die mit diesem Namen benannten Körper für sich allein Milchsaftkörnchen bilden oder ob diese je aus einem Gemenge verschiedener Stoffe bestehen. Die erwähnte Sonderung der jedenfalls zum grössten Theil aus Kautschuk bestehenden Körner von Ficus in Schichten ungleicher Lichtbrechung macht die letztere Annahme für diesen Fall wahrscheinlich.

Zu den beschriebenen Körperchen kommen in dem Milchsaft der Euphorbien zahlreiche Amylumkörner [2]). Bei den krautigen (Tithymalus-) Formen sind diese meist von der Gestalt cylindrischer oder spindelförmiger Stäbchen, welche bei E. Lathyris bis 55 μ lang und 10 μ dick, bei E. Cyparissias bis 40 μ lang, 6 μ dick werden, seltner rundliche Form oder (zumal E. Myrsinites) etwas verbreiterte Enden haben. Bei den strauchigen und succulenten Arten heisser Zonen sind sie abgeplattet, stabförmig, von der schmalen Seite linear-spindelförmig, von der breiten mit mässig breitem Mittelstück und stark erweiterten, rundlich spatelförmigen, oft gelappten Enden [3]). Auch bei andern, aber keineswegs allen Euphorbiaceen kommen Amylumstäbchen im Milchsafte vor; spindel-

1) Vgl. über Kautschuk liefernde Pflanzen: Collins, Report of the Caoutschuk of commerce. London 1872. — Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreichs p. 158. —

2) Von Rafn (Pflanzenphysiol. p. 88) zuerst bemerkt, von T. Hartig 1835 zuerst als Amylum erkannt: Erdmann und Schweigger-Seidel, Journ. f. pract. Chemie, Bd. V, 4.

3) Vgl. Meyen, Physiol. l. c. Nägeli, Stärkekörner p. 428. Weiss u. Wiesner, Bot. Ztg. 1861, p. 41, 1862, p. 125. —

förmige z. B. in Excaecaria sebifera Müll., stabförmige in Hura crepitans[1]). In wie weit die blaue Färbung, welche Hartig[2]) durch Jodglycerin in dem Milchsaft von Chelidonium, Trécul[3]) in dem mit Kali gekochten von Nerium, Cerbera Manghas u. a. durch Jod eintreten sah, von vielleicht äusserst kleinen Amylumkörnchen herrührt, ist näher zu untersuchen.

Die in Vorstehendem nach den vorhandenen Daten gegebenen Andeutungen werden genügend darthun, wie wenig von der seit Mohl's Arbeit aus dem Jahre 1843 ganz vernachlässigten Anatomie der Milchsäfte sicher bekannt und wie mancherlei von erneuten Untersuchungen zu erwarten ist. Das Gleiche gilt von den chemischen Verhältnissen. Allerdings liegt betreffs dieser eine Anzahl Untersuchungen über technisch und medicinisch angewendete eingetrocknete Milchsäfte wie Opium, Euphorbium u. a. vor, ohne dass jedoch irgend ein Anhaltspunkt vorläge für die Beurtheilung der möglicherweise beim Eintrocknen an der Luft erfolgten chemischen Veränderungen. Bezüglich der erwähnten Untersuchungen sei auf die technische und besonders die pharmacognostische Literatur[4]) verwiesen. Hier seien nur einige Resultate von Analysen frischer oder unter Schutz vor Eintrocknung conservirter Milchsäfte, zur groben Orientirung, gegeben.

Faraday[5]) untersuchte den in verschlossenen Flaschen nach England gesendeten Milchsaft eines Kautschukbaums aus der Euphorbiaceenfamilie — »Hevea elastica, Siphonia elastica Pers.«, wohl H. guyanensis. Die Flüssigkeit enthielt auf 1000 Theile:

Wasser mit einer organ. Säure	563
Kautschuk	317
Eiweiss	19
Bittere, sehr stickstoffreiche Substanz, mit etwas Wachs	71,3
In Alkohol unlösliche, in Wasser lösliche Körper	29,1

Der conservirte Milchsaft von Galactodendron utile enthielt nach Heintz[6]) auf 100:

Wasser	57,3
Eiweiss	0,4
Wachs ($C_{35}H_{66}O_3$)	5,8
Harz ($C_{35}H_{56}O_2$)	31,4
Gummi und Zucker	4,7
Asche	0,4

Weiss und Wiesner[7]) untersuchten die frischen Milchsäfte einiger einheimischer Euphorbien. Für den schwach sauer reagirenden Milchsaft von E. Cyparissias fanden sie auf 100 Theile:

Wasser	72,13
Harz	15,72
Gummi	3,64
Zucker u. extract. Substanz	4,13
Eiweiss	0,14
Asche	0,98

Zum Vergleich hiermit sei die von Flückiger[8]) gefundene Zusammensetzung des Euphorbium, d. h. des festen Rückstandes vom Milchsafte der E. resinifera angegeben:

1) Vogl, in Pringsheim's Jahrb. V.
2) Bot. Ztg. 1862, p. 100.
3) Comptes rendus Tom. LXI (1865), p. 156.
4) Vgl. Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreichs. Flückiger, Pharmacognosie. Flückiger and Hanbury, Pharmacographia. Rochleder, Phytochemie, etc. Auch Meyen, Physiol. II. l. c.
5) Vgl. Berzelius, Jahresbericht für 1827 (deutsch v. Wöhler), p. 246.
6) Poggendorff's, Ann. 65 (1845), p. 240.
7) Bot. Ztg. l. c.
8) Nach Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, p. 504.

Amorphes Harz ($C_{20}H_{32}O_4$)	38
Euphorbon ($C_{26}H_{44}O_2$)	22
Schleim [1])	18
Malate, vorzugsweise von Calcium u. Natrium [2])	12
Sonstige Aschenbestandtheile	10
	100

§ 46. Die Röhren selbst, in welchen der Milchsaft enthalten ist, stimmen sämmtlich in bestimmten Erscheinungen des Baues und der Anordnung überein, unterscheiden sich aber nach Gestaltung und Entwicklung in zwei Kategorien, gegliederte und ungegliederte Milchsaftröhren. Jede dieser Kategorien ist bestimmten Familien eigen, und zwar die gegliederten den Cichoriaceen, Campanulaceen, Lobeliaceen (und nach Trécul der Cynaree Gundelia Tournefortii), den Papayaceen, vielen Papavereen (Papaver Roemeria, Argemone, Chelidonium, nicht aber Glaucium, Macleya, Sanguinaria), manchen Aroideen und Musaceen; die ungegliederten den Euphorbiaceen, Urticaceen im weitern Sinne (inclusive Artocarpeen und Moreen), Apocyneen und Asclepiadeen.

Die allen gemeinsamen Eigenschaften bestehen erstlich darin, dass sie die fertigen Pflanzentheile als continuirliche, mit seltenen Ausnahmen (Musa, Chelidonium) reich verzweigte Röhren der ganzen Länge nach durchziehen, sowohl jedes einzelne Glied der Pflanze für sich, als auch von diesem in sämmtliche gleichnamige und ungleichnamige seitliche Ausgliederungen Zweige sendend.

Zweitens haben sämmtliche Milchröhren, wie schon oben bemerkt wurde, weiche, anscheinend sehr wasserreiche, glatte oder flach getüpfelte Cellulosewände, welche häufig die charakteristische Jodreaction der Collenchymwände zeigen (vgl. p. 127). Diese sind in manchen Fällen sehr zart und ohne erkennbare feinere Structur; so z. B. bei den Aroideen fast überall, bei Vinca, Asclepias curassavica; in den übrigen Fällen in den dünnen Verzweigungen höherer Ordnungen. An den stärkeren Stämmen und Zweigen der meisten Röhren ist die Membran verdickt, auf Durchschnitten wie gequollen aussehend, mit zarter Schichtung und, zumal bei den stark verdickten Röhren holziger Stämme (Euphorbia-Arten, Nerium), auch Streifung. Mit dem Alter nimmt die Verdickung zu. Auch die erheblich dicken Membranen lassen vielfach keine Sculptur der Oberfläche erkennen; manchmal dagegen zarte, quer ovale Tüpfel, z. B. die Röhren von Plumiera alba, die in der Stengelbasis von Campanula Medium (Trécul), in alten Stengeln von Lobelia syphilitica; in der Stengelbasis von Argemone-Arten dicht gestellte, nach innen vorspringende leisten- und knotenförmige Verdickungen. Die Wand der Röhren von Plumiera alba lässt sich nach Trécul in spiralige Bänder von 10 μ — 15 μ Breite spalten.

Uebrigens kommen Tüpfel auf den Seitenwänden weniger häufig vor, als es auf den ersten Blick, zumal bei gegliederten Milchröhren, den Anschein hat, weil die Seitenwand dieser, besonders im Alter, oft sehr zahlreiche und kurze (allerdings auch oft mit dünnerer Wand versehene) Aussackungen hat, welche in der Flächenansicht das Bild zart umschriebener Tüpfel geben.

Die Angaben, nach welchen die Tüpfel der Seitenwand den Bau von Siebplatten haben, konnte ich nirgends bestätigt finden.

1) Vermuthlich inclusive des Amylum oder seiner Umsetzungsproducte.

2) Vgl. das oben von E. Lathyris Angegebene.

Wie im XII. Capitel ausführlicher dargestellt werden wird, hier aber kurz angegeben werden muss, durchziehen die Milchröhren in den meisten Fällen continuirlich den ganzen Körper der Pflanze, aus dem Stamme dieser in alle seitlichen Ausgliederungen desselben Zweige sendend. Letztere drängen sich in vielen Fällen zwischen die Elemente aller Regionen und aller ungleichnamigen Gewebe ein. Für die Hauptverzweigungen oder die Stämme der Röhren gilt jedoch allgemein, dass sie als Begleiter oder zuweilen selbst Vertreter der Siebröhren längs der Gefässbündel, der Holz- und Bastkörper verlaufen. Auf diesem Wege treten sie oft Tracheen, zumal Gefässen räumlich unmittelbar nahe. und an dieses Verhalten und an das oben (p. 177) erwähnte Vorkommen von anscheinend coagulirtem Milchsaft im Innern der Gefässe von Milchröhren führenden Pflanzen knüpfen sich Controversen über die anatomischen Beziehungen zwischen beiderlei Organen. Thatsache ist, dass die Tracheen der letzten Gefässbündelenden in den Laubausbreitungen oft von Milchröhrenzweigen begleitet und mit diesen in unmittelbarer Berührung sind[1]; dass ferner in dem Holzkörper des Stammes der Papayaceen (vgl. Cap. XII) die Milchröhren den grossen Gefässen theils der Länge nach, theils mit einzelnen Enden ihrer Zweige direct und fest anliegen[2]; dass ferner ein ähnliches Verhältniss stattfindet zwischen den Milchröhren, welche die Gefässbündel mancher Aroideen begleiten. und den diesen angehörigen Tracheen[3]. Unbestreitbare Thatsache ist endlich. dass man an Schnitten durch milchröhrenführende Pflanzen sehr häufig zahlreiche Gefässe von geronnenen Massen erfüllt findet, welche dem coagulirten Milchsaft der betreffenden Pflanze gleich sehen, auch z. B. bei Chelidonium die für diesen charakteristische rothgelbe Farbe haben. Besonders in Wurzeln findet sich diese letztere Erscheinung oft sehr auffällig und unter Verhältnissen welche den Gedanken an ein Einfliessen des Saftes von einer Schnittfläche aus nicht zulassen. Trécul ist auf Grund dieser von ihm für zahlreiche Fälle beobachteten Reihe von Thatsachen der Ansicht, dass in allen mit Milchröhren versehenen Pflanzen wenigstens einzelne Zweige der Röhren mit Tracheen in directe Berührung und durch Perforation einzelner Wandstücke an den Berührungsstellen in offene Communication treten[4]; er gibt selbst an, die Perforationsstellen direct beobachtet zu haben, z. B. bei Lobelia laxiflora. Andere Beobachter, denen ich mich nach meinen bisherigen Untersuchungen anschliessen muss, haben solche Berührungen und Communicationen der Milchröhren mit den Tracheen, ausser in den oben erwähnten Fällen der Aroideen und Papayaceen nicht finden können; vielmehr nur gesehen, dass da, wo Zweige der Milchröhren von der Rinde zum Marke verlaufen, ihr Weg in dem Holz- oder Gefässbündelring durch die Markstrahlen geht. Trécul's Angaben sind hiernach ferner zu prüfen und zwar zunächst die über die allgemein verbreitete Contiguität von Milchröhren und Gefässen; sodann, für den Fall ihrer Bestätigung und für Papayaceen und Aroideen jedenfalls, die andere, die offenen Einmündungen der Milchröhren in die Gefässe betreffende. Nach allen vorliegenden Angaben finden sich diese

1) Vgl. z. B. Hanstein, Milchsaftgefässe, Taf. IX, Fig. 13 (Lactuca virosa).
2) Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. VII, p. 289, pl. 12 (1857); Comptes rendus T. 43, p. 4…
3) Vgl. Hanstein, l. c. Van Tieghem, Structure des Aroidées, l. c. Taf. II, Fig. 1, 6–…
4) Vgl. besonders Comptes rendus T. LX (1867), p. 78.

Einmündungen zum mindesten sehr selten, sie durch directe Beobachtung sicher wahrzunehmen und von nicht perforirten Tüpfelstellen zu unterscheiden, ist ungemein schwer. Sind dieselben, wenigstens bei Aroideen und Papayaceen, wirklich vorhanden, so ist damit noch nicht erwiesen, dass sie dem normalen Gewebe eigene und nicht vielleicht geradezu pathologische Erscheinungen sind, Risse in den dünnen Berührungsstellen der Röhren, durch den Druck des tur-

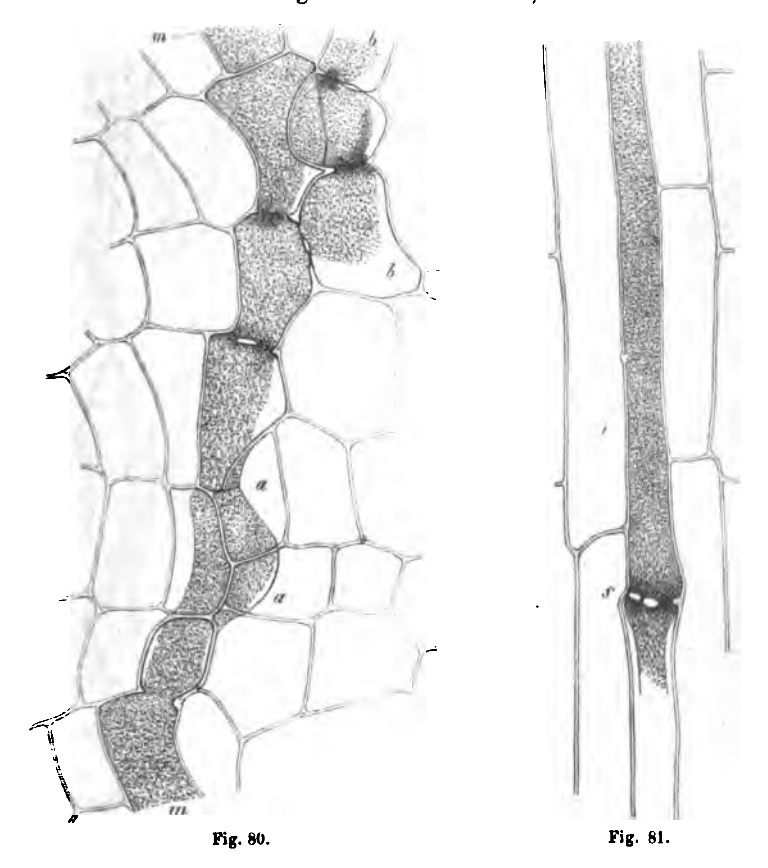


Fig. 80. Fig. 81.

gescenten Parenchyms auf dieselbe Weise zu Stande kommend, wie der Ausfluss des Milchsafts auf Schnittflächen. — Das anscheinende Vorhandensein coagulirten Milchsaftes in Gefässen spricht auf den ersten Blick für das Vorhandensein offener Perforationsstellen; die Frage nach dem normalen Vorhandensein dieser wird dadurch aber um so weniger bejaht, als jenes Vorkommen, soweit die Beobachtungen reichen, ein ganz regelloses, unconstantes zu sein scheint und als milchige oder harzige Coagula auch bei solchen Pflanzen in den

Fig. 80. Chelidonium majus, Tangentialschnitt durch die secundäre Rinde einer alten Wurzel. *m—m* und *b—b* Milchröhrenstücke, zwischen den Zellen des Parenchyms. Bei *a—a* geht *m* **unter** den Parenchymzellen her (225).

Fig. 81. Chelidonium majus. Stengel, Rinde, Radialschnitt, Stück einer Milchröhre mit einer perforirten Querwand bei *s* (225).

Gefässen gefunden werden, welche keine Milchröhren, sondern geschlossene und mit Gefässen nirgends in offener Verbindung stehende Secretbehälter besitzen.

Findet eine Einmündung oder auch nur Contiguität der Milchröhren mit den Tracheen in den meisten Fällen nicht statt, was ich für das Wahrscheinlichste halte, so bleibt das Vorkommen anscheinender Milchsaftcoagula in letztern unerklärt, für die Erklärung aber vor allen Dingen die Frage zu entscheiden.

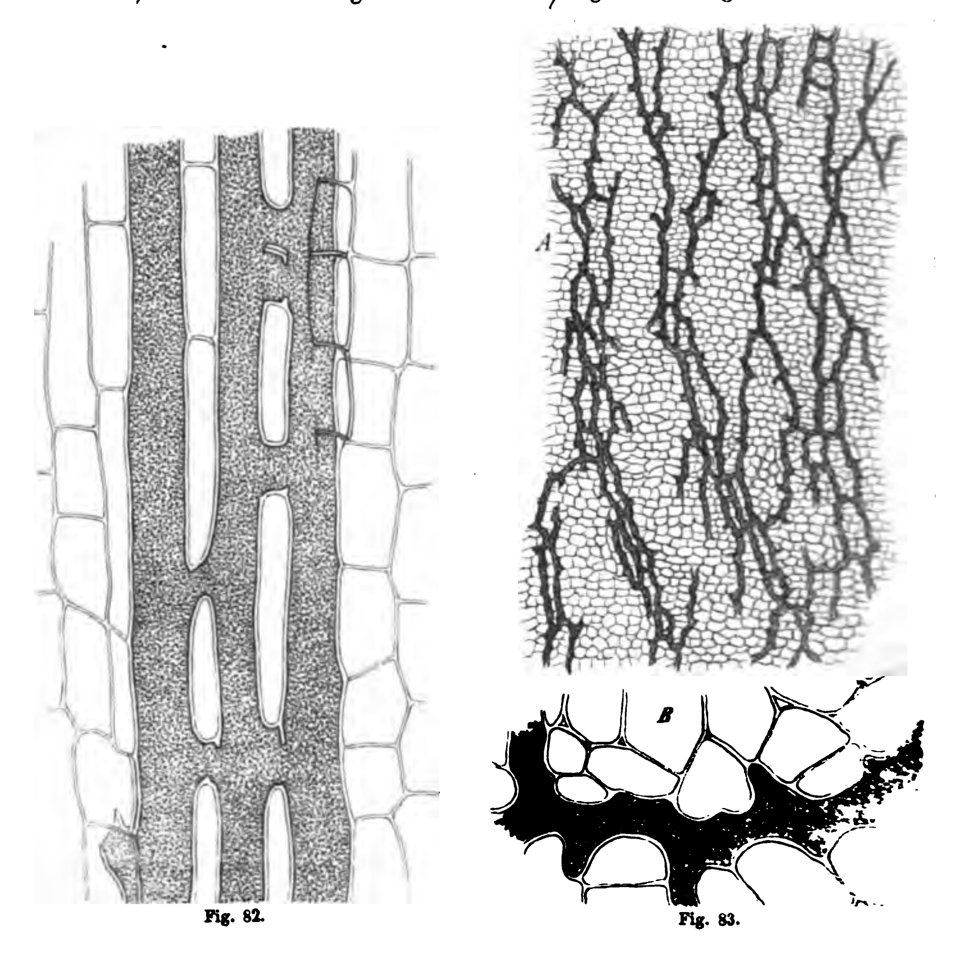


Fig. 82. Fig. 83.

ob jene Coagula wirklich Milchsaft sind, welcher aus den Röhren als solcher kam, und nicht Gerinnungsproducte von Flüssigkeiten, welche durch die Gefässwände diffundirt waren.

Fig. 82. Tangentialschnitt aus der Rinde von Lactuca virosa mit drei netzförmig verbundenen Milchröhren (225).

Fig. 83. Scorzonera hispanica. *A* schwach vergrösserter tangentialer Längsschnitt durch den Bast der Wurzel. In dem Parenchym die netzförmig verbundenen Milchröhren. *B* Stück einer Milchröhre und ihrer Umgebung, stärker vergr. Aus Sachs, Lehrb.

§ 47. Die Unterschiede der beiden Kategorien von Milchröhren bestehen in bestimmten Erscheinungen ihrer Entwicklung und Gestaltung. Die gegliederten, als deren Typus die der Cichoriaceen, Papaveraceen, Papayaceen gelten können, entstehen aus Reihen langgestreckter Meristem- (resp. Cambium-) Zellen, welche durch Perforation ihrer Querwände zu continuirlichen Röhren verschmelzen. In dem einfachsten Falle, welcher bei Musa, Chelidonium (Fig. 80, 81), vorkommt, bleiben die Röhren einfach oder nur in sofern verzweigt und netzartig verbunden, als eine Reihe ihrer ursprünglichen Glieder sich von irgend einer Stelle aus in zwei divergirende fortsetzen kann, und umgekehrt. Die Querwände zwischen den ursprünglichen Gliedern werden hier nur in der Mitte durch ein oder wenige Löcher perforirt, ihr Rand ist persistent; selten finden sich, wo zwei Röhren unmittelbar aneinander liegen, auch einzelne grosse Oeffnungen in der Seitenwand.

In den meisten und eigentlich typischen Fällen schwinden die Querwände zwischen den Gliedern jeder Reihe früh vollständig, so dass an der fertigen Röhre keine Spur davon übrig ist. Ausnahmsweise können in solchen Fällen einzelne Querwände zeitlebens bestehen bleiben.

Seitlich treibt die Röhre, meist an zahlreichen Punkten Aussackungen, welche sich zwischen die benachbarten ungleichnamigen Gewebeelemente eindrängen und zu cylindrischen Aesten auswachsen, die theils kurz, nicht länger als breit bleiben, theils erhebliche Länge erreichen. Ein Theil dieser Aussackungen endigt blind. Andere treten mit gleichen, von benachbarten Röhren kommenden oder mit den Stämmen dieser in Verbindung und durch Schwinden der Wand der Berührungsstelle in offne Communication. Wo zwei Röhren der Länge nach nebeneinander laufen, treten dieselben ferner durch zahlreiche grosse Perforationen der Berührungswand in offene Verbindung. So entsteht ein meist sehr reichmaschiges Netz von communicirenden Röhren mit Maschen verschiedenster Gestalt und Grösse und mit blinden Aesten verschiedener Länge und Richtung, eingesetzt in die — meist parenchymatische — ungleichnamige Umgebung (vgl. Fig. 82, 83). Dasselbe ist, wie oben angedeutet, durch die ganze Pflanze verbreitet. Nicht netzförmige gegliederte Röhren, wie die von Chelidonium, sind wenigstens in den Insertionsstellen seitlicher Auszweigungen verästelt und senden von jenen aus Zweige in letztere. —

§ 48. Die ungegliederten Milchröhren zeigen in keinem sicher constatirten Falle Netzanastomosen, alle ihre oft sehr zahlreichen Verzweigungen endigen blind (Fig. 84). Anastomosen kommen höchstens zwischen ihren Aesten in den Knoten mancher Pflanzen (belaubte Euphorbien) vor, doch ist dies durchaus ungewiss. Jede Röhre entsteht nicht aus einer Reihe verschmelzender, sondern aus einer einzigen Meristemzelle, welche zum langen verzweigten Schlauche auswächst und ihre Zweige zwischen die ungleichnamigen Gewebeelemente einschiebt. Die Angaben über ihre erste Entwicklung gehen weit auseinander. Nach den unten ausführlicher mitzutheilenden Untersuchungen Schmalhausen's an Euphorbia-Arten und Asclepiadeen sind einige im Cotyledonarknoten des Embryo an der Aussenseite des Pleroms gelegene Meristemzellen die Anfänge der Milchröhren. Dieselben beginnen schon am jungen Embryo, bald nach Anlegung der Cotyledonen, sich zu cylindrischen Schläuchen zu strecken und mit ihren wachsenden Enden in die Cotyledonen und gegen

(mehrschichtigen) Epithels der Harzgänge in den Blättern von Pinus Strobus, silvestris, Laricio u. a., den Wurzeln der Philodendren in eine aus seitlich fest verbundenen Sklerenchymfasern bestehende Scheide, welche den homologen Gängen anderer, nahe verwandter Pflanzen fehlt. Die Zellen des Epithels sind bei gestreckten Gängen im allgemeinen prismatisch, ihr grösster Durchmesser liegt meist in der Längsrichtung des Ganges, nur bei den Cycadeenblättern Kraus l. c.) in der Querrichtung desselben. Ihre queren Durchmesser sind meist viel kleiner als die des benachbarten Parenchyms, so dass sie von diesen auf Querschnitten auffallend verschieden erscheinen; selten sind sie von denselben durch grössere Weite ausgezeichnet (Compositen-Wurzeln; Zweige mancher Rhus-Arten nach Trécul). Ihre Innenfläche ist häufig nach dem Gang zu leicht convex; in den Schleimgängen der Marattien selbst lang conisch, in denen der Lycopodienblätter keulenförmig vorgetrieben. Wo bei isodiametrischen Lücken ein Epithel unterschieden werden kann (Lysimachia punctata und Verwandte, Myrsine), sind die Zellen zur Oberfläche der Lücken abgeplattet.

Die Wand der Epithelzellen ist zart, bei Harz- und Balsamgängen oft braun oder gelb gefärbt; nur für die Schleimgänge alter Blätter von Cycas revoluta gibt sie Trécul [1]) auf der nach dem Gang zu sehenden Seite stark verdickt an.

Ueber Protoplasmakörper und Inhalt der Zellen des Epithels und der Umgrenzung der Secretbehälter überhaupt fehlt es sehr an hinreichend zahlreichen Untersuchungen. Gewiss scheint für alle Fälle zu sein, dass sie nicht grössere Massen des Secrets enthalten, welche dann etwa durch die Membran in den Behälter grob durchfiltrirten. Die Zellen um die jungen Oelgänge in den Compositenwurzeln haben einen klaren Inhalt, in welchem bei Helianthus annuus [2]) durch Reagentien reichlicher Gerbstoffgehalt nachgewiesen wird, der auch dem Oele in den Gängen zukommt. Bei Tagetes patula [3]) tritt beim Uebergang von der Wurzel in das hypocotyle Glied in den die Gänge begrenzenden Zellen ein klarer violetter Zellsaft auf; weiter nach oben und durch den ganzen Stengel kommen dazu orangegelbe, durch Jod blau werdende Körnchen, angelagert an die dem Gang zugekehrte Wand der Zellen. In den Grenzzellen junger Gänge der Secundärrinde von Pittosporum Tobira gibt Müller zahlreiche Amylumkörner mit einem Ueberzug von gelbem Oel an. Die Epithelzellen der Behälter im Blatte von Ginkgo, in den Stengeln mancher Compositen, z. B. Solidago laevigata enthalten Chlorophyllkörner; diejenigen, welche die runden Harzbehälter im Blatte von Ardisia crenulata umgeben, sind, abgesehen von den nothwendigen Gestaltseigenthümlichkeiten, von denen des übrigen Chlorophyllparenchyms, dem sie angehören, nicht verschieden.

Bei zahlreichen harzabsondernden Pflanzen (Coniferen, Anacardiaceen, Umbelliferen, Araliaceen, Compositen) hat Müller durch Färbung mit Alkanna Harztröpfchen nicht nur in den an die Behälter grenzenden Zellen, sondern in weitem Umkreis um diese in den Geweben gefunden. Ohne die Richtigkeit dieser Beobachtungen im Geringsten bestreiten zu wollen, möchte ich doch fernere eingehende Untersuchungen über den Inhalt in Rede stehender Zellen um so weniger für überflüssig halten, als sehr dünne Querschnitte, welche

1) l' Institut, 1862, p. 315.

2) Sachs, Bot. Ztg. 1859, 183.

3) v. Tieghem, l. c. p. 113.

Müller fast ausschliesslich untersucht zu haben angibt, für das Studium von Protoplasma und Zellinhalt nicht die geeignetsten Präparate sind.

Der Inhalt der intercellularen Secretbehälter bildet in den meisten Fällen eine homogene flüssige Masse oder ein emulsionsartiges Gemenge ohne charakteristische Structureigenthümlichkeiten. Seine chemischen Eigenschaften sind durch die oben angeführten Namen ohngefähr, und soweit sie hierher gehören, bezeichnet. Abweichend von dieser Regel verhält sich das nach seiner Löslichkeit in Alkohol, vorbehaltlich genauerer Untersuchung, den Harzen anzuschliessende rothe Secret in den Lücken der Lysimachia-Arten und Myrsineen, in sofern es in fester Form und anscheinend krystallinischer Structur auftritt, wie unten beschrieben werden wird. Dasselbe scheint, nach unvollständiger Untersuchung zu urtheilen, bei manchen Oxalis-Arten der Fall zu sein.

Die grossen, bis $^1/_2$ mm weiten Schleimgänge der Opuntien sind ausgezeichnet durch den Gehalt zahlreicher und grosser dem Schleim eingebetteter Drusen von Kalkoxalat. Bezüglich der stofflichen Beschaffenheit ist mir der unten näher zu beschreibende milchige Inhalt der Gänge von Mamillaria angularis und Verw. unklar geblieben.

Der Entwicklungsmodus der intercellularen Secretbehälter ist für die lysigenen im allgemeinen dieser, dass in einer durch bestimmte Meristemtheilungen entstandenen, dem künftigen Behälter in Form und Stellung entsprechenden Gruppe zarter Zellen auf Kosten ihres ursprünglichen Protoplasmakörpers das Secret auftritt und dass dann die Wände der Zellen aufgelöst werden und die einzelnen Secretmassen zusammenfliessen. Von gummi- und schleimführenden hierher gehörigen Behältern sind bis jetzt nur die Gänge der Blattstielperipherie der Marattiaceen genauer untersucht, und für sie festgestellt, dass die Elemente der einfachen, dem spätern Lumen des Ganges entsprechenden Zellreihe sich vor der Auflösung mit dem Secret anfüllen. Ueber die Form seines ersten Auftretens ist nichts bekannt. Bei den untersuchten Behältern von ätherischem Oel und Harz beginnt das Auftreten des Secrets mit dem Erscheinen kleiner Tröpfchen in dem Protoplasma der aufzulösenden Zellen. Dieselben nehmen dann rasch an Grösse und Zahl zu, und fliessen nach dem Schwinden der Wände zu grösseren Massen zusammen. Wo der ursprüngliche Zellkörper mehrschichtig ist, schreitet der Process der Auflösung und des Zusammenfliessens von seiner Mitte aus centrifugal fort (vgl. Figur 86 und oben p. 73, Fig. 22).

Dieser Entwicklungsmodus gilt für die Gummigänge in der Peripherie der Marattiaceen-Blattstiele, für die übrigens noch näher zu untersuchenden Schleimgänge der Opuntien und vielleicht auch der Mamillarien. Sodann wohl für alle untersuchten secretführenden Lücken mit Ausnahme derer der Lysimachien, Myrsineen und Oxalis-Arten. Zweifelhafte Fälle werden unten genannt werden.

Die schizogenen Räume (vgl. Fig. 85, p. 212) entstehen theils zwischen Zellen, welche nach ihrer Anordnung und Entstehung den umgebenden, nicht an Secretbehälter grenzenden Elementen gleich sind; anderntheils werden sie durch eigenartige Theilungen besonderer, für sie initialer Meristemzellen angelegt. Ersteres gilt für die schon erwähnten Räume von Lysimachia Ephemerum, die gleichfalls schon erwähnten spaltenförmigen Quergänge von Cussonia. Auch

die grösseren longitudinalen Gänge in der Secundärrinde derselben Pflanze und anderer Holzgewächse entstehen zwischen der gemeinsamen Berührungskante von 4 Zellreihen, welche aus dem Cambium auf dieselbe Weise (Cap. XIV) wie dessen übrige Producte hervorgehen. Aehnliches gilt, mit allerdings vielen speciellen Modificationen, für die Bildung der Harzgänge im Secundärholze der Abietineen [1]. Die prismatischen längsverlaufenden Gänge an der Innengrenze der Primärrinde bei den Compositen-Wurzeln werden in dem häufigsten einfachsten Falle, abgesehen von dem Auftreten ihres charakteristischen Inhalts, an der Berührungskante von je 4 Zellreihen genau ebenso angelegt, wie die luftführenden in den weiter aussen befindlichen Schichten des Rindenparenchyms.

Eigenartige Meristemtheilungen legen dagegen die später (Cap. XIII.) zu beschreibenden primären Gänge im Pericambium der Umbelliferenwurzeln an. Die Gänge in der Primärrinde der Abietineen, den Blättern von Cycas, Alisma, lassen sich nach Frank und N. Müller auf je eine Reihe initialer Zellen zurückführen, die sich successive kreuzweise der Länge nach theilen, um dann durch Auseinanderweichen der 4 Tochterzellreihen in der Berührungskante den Gang zu bilden.

Mit dem Gesammtwachsthum der Pflanze findet, wie schon oben kurz erwähnt wurde, eine Erweiterung des Ganges und ein in Beziehung auf diesen tangentiales Wachsthum der ihn begrenzenden Zellreihen statt, und hiermit zunächst die Vermehrung der letzteren durch radiale Theilungen, z. B. von den ursprünglichen 4 bald auf 6—8 bei Pinus, Alisma (Frank), bei lange dauerndem Dickenwachsthum des Pflanzentheils und entsprechend starker Erweiterung der Gänge auf successive weit höhere Ziffern, z. B. Rinde von Coniferen, Rhus, Pittosporum u. a. Andrerseits können sich die den Raum umgebenden Zellen auch in tangentialer Richtung theilen, die ursprünglich einfache Begrenzungs- oder Epithelialschicht also doppelt oder mehrfach werden, z. B. bei den Gängen der Philodendron-Arten, der Rinde von Pittosporum, Hedera (Fig. 85), den Pinus-Blättern. Uebrigens ist diese Genesis mehrschichtiger Epithelien aus der ursprünglichen einfachen Begrenzungsschicht nicht für alle Fälle ihres Vorkommens nachgewiesen und eine andere Herkunft der äussern für viele leicht möglich.

Die Herkunft des in den schizogenen Räumen enthaltenen Secrets ist, auch von der rein histiologischen Seite betrachtet, und mit Beiseitelassung der chemischen Fragen, meines Erachtens unklar und bedarf genauerer Untersuchung. Es ist selbstverständlich, dass dasselbe, oder wenigstens das Material zu seiner Bildung aus den Zellen der unmittelbaren und mittelbaren Umgebung stammen muss. Wo es sich, wie z. B. die oben erwähnten harzigen Secrete in der Umgebung der Behälter, im Zellinhalt nachweisen lässt, liegt die Annahme am nächsten, dass es als solches aus den Zellen in den Behälter tritt, selbstverständlicher Weise nicht durch Filtration in groben Massen, sondern, wie Müller annimmt, in successiven kleinen Mengen durch die Membranen diffundirt. Hiermit stimmt auch überein, dass nach Müller bei Coniferen und nach Sachs und van Tieghem bei Compositenwurzeln die intercellularen Gänge zuerst vorhanden wären, ohne noch das charakteristische Secret zu enthalten, und dass dieses erst später in ihnen erscheine.

1) Sanio, in Pringsh. Jahrb. IX, p. 99.

Worte: die Milchröhren sind »kürzere oder längere cylindrische, unregelmässige oder verzweigte Zellen mit trübem, milchähnlichem oder dunkel gefärbtem Safte erfüllt, die in Reihen über einander gestellt oder in ihren Verzweigungen mit einander verschmelzen.« Er legt auf die Verschmelzung ursprünglich getrennter Zellen entschiedenes Gewicht, indem er alle Milchröhren unter seine »Zellfusionen« stellt und als solche, deren Zellen nicht zu Röhren verschmelzen, nur die von Chelidonium anführt, deren Querwandperforation er übersah, und die von Sanguinaria, welche überhaupt von den Milchröhren ausgeschlossen werden müssen. Der Ansicht Unger's traten zunächst alle Beobachter im Wesentlichen bei. Dippel und Hanstein lieferten eingehende Untersuchungen, welche sie für viele Fälle (gegliederter Röhren) klar erwiesen; Schacht hatte schon vorher [1]) eine vortreffliche Geschichte der Entwicklung der Röhren von Papaya aus verschmelzenden Meristemzellen publicirt und damit seine seit der citirten Arbeit von 1851 wiederholt proclamirte Ansicht gewaltig erschüttert, derzufolge die Milchröhren überhaupt keine besondere Gewebeform, sondern nur milchsafterfüllte »Bastzellen«, d. h. Bast-Sklerenchymfasern sein sollten.

Alle genannten neueren Autoren, welche sich über die Sache äusserten, dehnten die erwähnte Verschmelzungstheorie auf sämmtliche Milchröhren aus, gegliederte und ungegliederte. Die ersten Bedenken hiergegen finden sich im Grunde schon bei Hartig angedeutet, sind aber erst neuerdings von David [2]) schärfer hervorgehoben worden. Wie aus den oben vorangestellten Sätzen sich ergibt, sind beide Arten von Röhren bei der Kritik gesondert zu behandeln.

Für die gegliederten Röhren kann nach den vortrefflichen Entwicklungsdarstellungen Schacht's und ganz besonders Dippel's kein Zweifel an der oben beschriebenen Entstehung durch Zellverschmelzung bleiben. Letztere folgt, selbst ohne dass man die Entwicklung Schritt für Schritt verfolgt, bei den netzförmig verbundenen Röhren aus der Thatsache, dass im früheren Stadium an der Stelle des Röhrennetzes nur einfache Meristemzellen sind. Zumal in der secundären Rinde der Cichoriaceen ist die Sache aufs klarste zu constatiren. Bei den nicht netzförmig verbundenen Röhren von Chelidonium bleiben die Grenzen der ursprünglichen Zellen zeitlebens theilweise erhalten.

Weit grössere Schwierigkeiten bieten die ungegliederten Röhren dar. Die meisten Autoren nach 1846 haben auf ihre Entstehungsgeschichte die für die gegliederten gewonnenen Resultate einfach übertragen, nur Dippel und David suchen der Sache durch directe Beobachtung auf den Grund zu kommen. Dippel verfolgte bei Ficus Carica und Euphorbia splendens die Röhren bis in das jüngste Meristem des Vegetationspunktes und traf in der Nähe dieses hie und da in den Röhren Querwände; er fand solche auch bei einzelnen Präparaten älterer Röhren von Euph. Cyparissias, Asclepias curassavica, Nerium Oleander, Vinca minor, und schliesst aus diesen Befunden auf die Entstehung durch Verschmelzung.

Zu einem ganz verschiedenen Resultat gelangt David für die im Titel seiner Dissertation genannten Familien, von welchen er Euphorbia splendens, Caput Medusae, Lathyris, Ficus elastica, Carica, Nerium Oleander, Hoya carnosa vorzugsweise untersuchte. Nach ihm ist jede ungegliederte Milchröhre eine

1) Monatsber. d. Berliner Academie 1856, l. c. —

2) Ueber die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen u. Asclepiadeen. Dissert. Breslau 1872.

Diese liegen in den horizontalen Blättern besonders zahlreich, jedoch nicht ausschliesslich an der Oberseite und grenzen mit ihrer Epithelschicht unmittelbar an die Epidermis, deren das Epithel berührende Zellen von den übrigen durch Gestalt und Grösse unterschieden sind. Bei Myrtus communis z. B. berühren an der Blattoberseite die Wand der Lücke zwei halbrunde Epidermiszellen, welche durch nicht undulirte Seitenwand von den übrigen ausgezeichnet und nur halb so hoch sind als diese. In der Aussenrinde der Zweige sind sie, nach Untersuchungen an Eucalyptus-Arten, durch einige Parenchymschichten von der Epidermis getrennt. Sie haben ohngefähr kugelige Form; die grösseren sind mit blossem Auge als helle Punkte unterscheidbar, andere kleiner, z. B. die in den Blättern von Eugenia australis. Die von dem Oel- und Harzgemenge erfüllte Höhlung wird von einer lückenlosen Epithelschicht aus tafelförmigen Zellen begrenzt. Nach Frank[1]) sind die Lücken im Blatte von Myrtus communis schizogen. Eine runde, zartwandige, unter der Epidermis liegende Zelle theilt sich successive in acht kugeloctantische, diese weichen dann von ihrem centralen Berührungspunkte aus zur Bildung eines sofort ölerfüllten Intercellularraums auseinander, und dieser erhält allmählich, unter tangentialer Dehnung, Abplattung und einzelnen Theilungen seiner ursprünglichen acht Epithelialzellen die Gestalt der kugeligen Höhle. Im Widerspruch mit dieser Beschreibung steht Martinet's kurze Angabe, der zufolge die Oellücken der Myrtaceen nach Art derer von Citrus, also lysigen entstehen, eine Ansicht, welche ich, allerdings ohne eigene Entwicklungsbeobachtungen, nach der Uebereinstimmung der fertigen Lücken mit denen der Rutaceen, für die richtige halten möchte.

b. Das Vorhandensein der Oellücken ist eine allgemeine und charakteristische Erscheinung bei den Angehörigen der **Rutaceen**-Gruppe im Sinne von Bentham und Hooker, d. h. den Familien oder Abtheilungen der Rutaceen, Diosmeen, Boronieen, Zanthoxyleen, Flindersieen, Toddalieen (Skimmia), Aurantiaceen, Amyrideen[2]). Ausgeschlossen von dieser Gruppe und von dem Besitz der Oellücken sind hierbei die Simarubeen und Zygophylleen.

Die Vertheilung der in Rede stehenden Organe und ihre Stellung zu Parenchym und Epidermis ist, soweit die Untersuchungen reichen, dieselbe wie bei den Myrtaceen. Im Stengel von Dictamnus, Correa alba liegen sie jedoch auch direct unter der Epidermis; in den Blättern von Agathosma-, Diosma-Arten vorzugsweise oder ausschliesslich an der Blattunterseite — Verhältnisse, welche sich auch bei Myrtaceen finden werden. Ebenfalls mit diesen übereinstimmend ist ihre durchschnittliche Gestalt und Grösse. Ihre Entstehung ist wohl in allen Fällen die lysigene. Auch Frank's Abbildung für Ptelea trifoliata spricht nicht hiergegen, wenn gleich seine Beschreibung des Entwicklungsvorgangs schizogene Entstehung angibt. Die genaueste Entwicklungsgeschichte gibt Rauter[3]) für die Oellücken an der Blattoberseite von Dictamnus Fig. 86. Die Anlage einer Lücke (*A*) geht aus von zwei Zellen, einer Epidermis- und einer darunter liegenden Blattparenchymzelle. Erstere theilt sich successive in vier in der Fläche kreuzweise gestellte Zellen, von denen jede weiter ge-

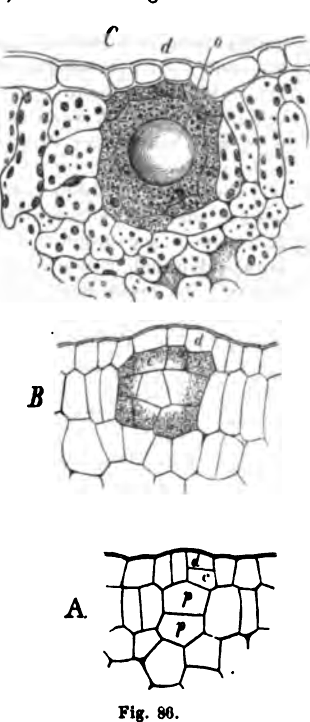


Fig. 86. Dictamnus Fraxinella, Oelbehälter der Blattoberseite, Querschnitt. *C* (220) achsen; *A* und *B* successive junge Entwicklungszustände (320). Weitere Erklärung im Text. — Nach Rauter, aus Sachs, Lehrb.

1) Beitr. p. 123.

2) Vgl. Engler, l. c.; bezüglich Amyris auch v. Tieghem, l. c. p. 173.

3) Trichomgebilde etc., l. c. p. 21.

theilt wird in eine dem Parenchym angrenzende (innere) und eine oberflächliche d. Die oberflächlichen vermehren sich weiter zur Bildung des die Höhle bedeckenden einschichtigen Epidermisstückes (*B*, *c*, *d*). Die inneren (*B*, *c*, *c*) nehmen an der Lückenbildung direct Antheil. Die Hauptmasse der Lücke geht allerdings hervor aus den Theilungsproducten der primären Parenchymzelle (*A*, *p*, *p*), welche durch wechselnd horizontale und verticale Theilungen successive in zahlreiche Tochterzellen zerfällt, die mit den ihnen gleich gebauten Theilungsproducten der inneren Epidermiszelle zusammen alsbald einen lückenlos viel- und kleinzelligen runden Körper bilden. In dem anfangs dicht körnigen Protoplasma aller Zellen dieses Körpers treten, nachdem sie ihre Theilungen und Grössenzunahme beendigt, mehr und mehr zahlreiche Tropfen ätherischen Oels auf, dann werden die zarten Membranen aufgelöst und die Oeltröpfchen fliessen zu grossen Tropfen (o, in C) zusammen. Der Process beginnt in der Mitte des Körpers und schreitet centrifugal bis zu seiner Oberfläche fort. Die so gebildete ölerfüllte Höhlung wird, abgesehen von der Epidermis, begrenzt von Zellen des umgebenden Parenchyms, welche mehr oder minder zur Oberfläche der Höhlung abgeplattet sind und diese in lückenloser seitlicher Verbindung untereinander abschliessen. Die Höhlung in den haartragenden Hautwarzen des Diptam entsteht, wie p. 78 beschrieben, in derselben Weise.

Wesentlich die gleiche Entwicklung haben die Oellücken von Ruta. Die von Citrus weicht jedenfalls höchstens in wenigen nebensächlichen, hier nicht ausführlich zu schildernden Einzelheiten ab. Martinet, der sie beschreibt, hat die Anfänge bis zu einem Zustand zurückverfolgt, in welchem der Querschnitt drei kleine protoplasmareiche Zellchen in der Epidermisschicht und unter dieser drei innere Zelllagen zeigt. Die Anordnung dieser Elemente ist in diesen jüngsten und in etwas spätern Stadien (l. c. Fig. 234 und 235) der Art, dass für ihre erste Anlegung der von Rauter für Dictamnus beschriebene Modus wahrscheinlich ist. — Wesentlich die gleiche Entstehung kann endlich, nach Untersuchung fertiger und halbfertiger Zustände, für die übrigen Angehörigen der Rutaceengruppe nicht bezweifelt werden.

Die Lücke ist immer durch die dichte Verbindung der Zellen des umgebenden Gewebes fest und glatt abgeschlossen, derart dass man sie auf scharfen Durchschnitten für eine zwischen diesen liegende einfache grössere Zelle halten kann. Im übrigen sind die angrenzenden Zellen, wie besonders in dem chlorophyllführenden Blattparenchym anschaulich ist, in ihrem Bau nicht wesentlich von denen der Gewebemasse verschieden, in welcher die Höhle liegt. Allerdings findet man innerhalb der Höhle nicht selten noch deutliche Reste der theilweise aufgelösten zarten Zellmembranen, einen mehr oder minder regelmässigen Wandüberzug bildend. Möglich, dass in manchen Fällen die zartzelligen Körper, statt gelöst zu werden, ganz oder theilweise persistiren. Manche Bilder bei Ruta scheinen darauf hinzudeuten. Doch sind hier, selbst bei leidlich guter Präparation, leicht Täuschungen möglich dadurch, dass die Schnitte oft nicht mitten durch die Höhle gehen, sondern Stücke ihrer Wand freilegen, die dann in der Flächenansicht als dichte, vielzellige Körper erscheinen.

c. Die dem blossen Auge als durchscheinende Punkte erkennbaren Fleckchen in der Blattlamina von **Hypericum** perforatum und Verwandten sind Oellücken von abgeplattet kugeliger Form, welche fast den ganzen Raum zwischen den sie deckenden Epidermisstücken beider Blattflächen einnehmen, von der untern höchstens durch eine Parenchymlage getrennt sind. Ihr Bau, resp. der ihrer Umgebung ist wesentlich der für die Rutaceengruppe beschriebene. Ihre Entstehung kann nach dem angegebenen Befund kaum eine andere als die von Martinet behauptete lysigene sein, wenn sie gleich Frank als schizogen beschreibt. — Lücken derselben Art finden sich in dem oberflächlichen Parenchym der Stengelrinde. Bei denen des Stengels von Hypericum balearicum fand Unger[1]) papillen- und haarähnliche Fortsätze von der Wand in die Höhle ragend. — Manche Hypericum-Arten wie H. calycinum, canariense, hircinum etc. lassen mit blossem Auge keine durchscheinenden Punkte erkennen; ob die Oellücken hier fehlen oder, wahrscheinlicher, kleiner als bei den punktirten, oder irgendwie verdeckt sind, ist unentschieden.

d. Auch die im Parenchym der Hypericum-Arten zerstreuten violetten Farbstoff führenden, von genannten Autoren als Drüsen beschriebenen Körper und die ähnlichen

1) Anatomie u. Physiol. p. 243.

Gossypium mögen hier genannt und fernerer Untersuchung empfohlen werden. In den Blättern einiger Hypericum-Arten bestehen sie aus kugeligen, lockern Aggregaten runder Zellen, der Farbstoff liegt anscheinend auch zwischen ihnen. In den Blättern von Gossypium sind es runde, wohl ohne Zweifel lysigene Höhlungen, welche von dem in Alkohol schwer löslichen violetten Farbstoff erfüllt werden.

e. Unter den **Myoporeen** haben die Arten von Myoporum zahlreiche runde Oellücken von ungleicher Grösse in den Blättern und der Aussenrinde der Zweige. Die Lücken liegen oberflächlich, nur durch eine oder zwei Zellenlagen von der Epidermis getrennt und diese nach aussen vorwölbend, z. B. M. parvifolium; bei M. tuberculatum nach Unger[1]) dagegen mitten im Chlorophyllparenchym des Blattes. Sie werden umgeben von 1—3 Lagen abgeplatteter Zellen. Ihre Entstehung ist, soweit die Untersuchungen reichen, lysigen.

f. In dem Parenchym der **Lysimachia**-Arten, der **Myrsine** africana und **Ardisia** crenulata findet sich in intercellularen Räumen ein »harziger«, in Alkohol ziemlich schwer, in Aether leicht löslicher Körper von lebhaft bräunlich rother Farbe, feste, manchmal fast spröde Massen bildend, bezüglich seiner chemischen Eigenschaften noch näher zu untersuchen. Die Art seiner Vertheilung ist nach Einzelfällen verschieden, unter den untersuchten am einfachsten bei Lysimachia Ephemerum. In der Wurzel dieser Pflanze liegt er in den meisten der gewöhnlichen prismatischen lufthaltigen Intercellulargänge, auf der Wand der angrenzenden Zellen einen feinkörnigen Ueberzug bildend, der hie und da unterbrochen ist und dessen Dicke von der einer unbedeutenden Schicht bis zur Verstopfung des Ganges wechselt. In dem stark lacunösen Parenchym von Mark und Rinde des Stengels hat er wesentlich dieselbe, nur wegen der unregelmässigen Form der Lücken weniger regelmässige Vertheilung und ist auch in benachbarten Lücken in sehr ungleicher Menge enthalten, in vielen gar nicht. Wo reichlich abgelagert, bildet er auf der Zellwand einen convexen, senkrecht zu seiner Oberfläche gestreiften Ueberzug. In den Blättern endlich liegt er als dicke, unregelmässig gestaltete, undeutlich radial gestreifte Klumpen in Lücken des Chlorophyllparenchyms, welche theils von den gewöhnlichen, theils von einer mehr oder minder distincten Schicht abgeplatteter Zellen umgeben sind.

Streng localisirt ist das Secret in den Blättern und der Rinde von Lysimachia punctata[2]) und von Myrsine, im Blatte der Ardisia und jedenfalls der meisten Lysimachien. Hier liegen in dem Parenchym runde, dem unbewaffneten Auge als Punkte erscheinende Behälter, umgrenzt von ohngefähr acht platten, lückenlos verbundenen, chlorophyllführenden Zellen und erfüllt von dem dichten, besonders bei Myrsine sehr auffallend radial gestreiften rothen Secretkörper. Die Behälter entstehen schizogen und enthalten das Secret, sobald sie sichtbar werden. In der Zweigrinde genannter Ardisia sind die Behälter selten rund, meist spindelförmig-gestreckt, bis über 1mm lange Strichelchen darstellend.

In den Wurzeln von Lysimachia vulgaris, punctata und von Myrsine liegt das Secret nicht in Intercellularräumen, sondern in einzelnen, vor den umgebenden Parenchymzellen in Gestalt und Grösse nicht ausgezeichneten Schläuchen oder Zellen; und zwar in jedem dieser ein Körper von demselben Bau wie in den Behältern des Blattes, den Innenraum nicht ganz ausfüllend, in der Jugend von farblosem körnigem Inhalt (Protoplasma?) umgeben. In den Ardisia-Wurzeln fand ich das rothe Secret nicht.

g. Viele, wenn auch bei weitem nicht alle cap'sche und amerikanische **Oxalis**-Arten haben auf der Blattunterfläche gegen den Rand hin laufende, etwas prominirende röthliche Streifchen, welche in den Beschreibungen als Drüsen oder Schwielen erwähnt werden. Bei der — nicht näher bestimmten — Species, welche ich untersucht habe, sind diese Streifen denen von Lysimachia punctata und Ardisia, sowohl hinsichtlich der Farbe, Consistenz und strahligen Structur der Secretmasse als auch des Baues ihrer Umgebung ganz ähnliche Behälter. Sie liegen in dem Chlorophyllparenchym, durch nur eine Zellschicht dieses von der vorgetriebenen Epidermis der Blattunterfläche getrennt. Eingehendere Untersuchungen wurden nicht gemacht.

---

1) Anatomie u. Physiol. p. 218.

2) P. Moldenhawer, Beitr. p. 162. Meyen, Secretionsorg. p. 61.

Luft und Wasser führende Intercellularräume.

§ 51. Luft oder Wasser enthaltende intercellulare Räume treten auf einestheils in manchen Gefässbündeln und diese werden im Cap. VIII besprochen werden; anderntheils sind sie ein charakteristischer Bestandtheil grösserer Complexe dünnwandigen, der Assimilation dienenden Parenchyms. Nur wo dieses bestimmte Scheiden bildet, ist es lückenlos.

Die in Rede stehenden Räume ziehen sich zwischen sämmtlichen Zellen hin, derart, dass wohl meist jede dieser an einen oder mehrere grenzt: sie bilden miteinander, worauf später zurückzukommen sein wird, ein zusammenhängendes System durch die ganze Pflanze, und dieses mündet in die Spaltöffnungen wo solche vorhanden sind. Der Inhalt der Räume ist in der Umgebung der Wasserporen zeitweise Wasser, im übrigen normaler Weise Luft, d. h. ein der atmosphärischen Luft ähnliches Gasgemenge, dessen relativer Sauerstoff- und Kohlensäure-Gehalt mit dem Gange des Assimilations- und Respirationsprocesses wechselt.[1])

Das Gesammtvolumen der Lufträume ist nach den Einzelfällen ein sehr verschiedenes, oft im Verhältniss zu dem nicht lufterfüllten Raume eines Pflanzentheils sehr grosses. Annähernde Bestimmungen, welche Unger[2]) an Blättern und Blattstielen von 41 Pflanzenarten machte, ergaben als Minimum 7[illegible] Volumtheile Luft auf 1000 Theile Blatt bei Camphora officinalis, als Maximum 713 auf 1000 bei Pistia texensis. Die Luft der Gefässe und die eventuell mit ausgepumpte, im Zellsaft diffundirte ist bei diesen Angaben nicht in Rechnung gebracht; der Augenschein lehrt aber, dass dies für das Gesammtergebniss von geringer Bedeutung ist und dass andrerseits die gefundenen Ziffern theils niedriger, theils noch erheblich höher ausfallen würden, wenn die einzelnen das Blatt aufbauenden Parenchymmassen getrennt von einander zur Untersuchung kämen.

Es ist eine alte Erfahrung, dass das Gesammtvolumen der Lufträume im Verhältniss zu dem der ganzen Pflanze am grössten ist bei Wasser und nasse Standorte bewohnenden Gewächsen aller Classen und Familien und andrerseits bei Bewohnern dürrer Orte, wie den zahlreichen Compositen, Umbelliferen, Labiaten, Gräsern u. s. w., mit hohlen Stengeln resp. Blattstielen.

Nach ihrer gradweise und ohne scharfe Grenzen verschiedenen relativen Weite kann man die Lufträume unterscheiden in Interstitien, Räume von geringerem Volumen als die angrenzenden Elemente, Lücken, Lacunen von annähernd gleichem oder wenig grösserem, Gänge, Kammern und Höhlen von erheblich grösserem relativem Volumen. Das von den Lufträumen durchzogene Gewebe kann hiernach lacunös, gekammert u. s. w., das nur enge Interstitien führende möge (relativ) dicht genannt werden.

Die Lufträume des dichten und lacunösen Parenchyms entstehen immer schizogen und mit dem ersten Beginn der Gewebedifferenzirung. Schon nahe hinter dem Vegetationspunkt treten sie an im durchfallenden Lichte gesehenen

1) Vgl. Sachs, Experimentalphysiologie p. 262.
2) Beitr. z. Physiol. d. Pflanzen, I. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. XII, 367.

Präparaten als in Folge des Luftinhalts schwarze Streifen zwischen den Zellen hervor. Vgl. z. B. Fig. 3, p. 11 die mit *m* und *r* bezeichneten Regionen.

Die Interstitien der dichten Gewebe laufen in der Regel zwischen len abgerundeten Kanten der mit dem grössten Theil ihrer Wände fest verbunlenen Zellen, als enge kantige Kanäle, deren Seitenzahl der Zahl der sie be:renzenden Zellen gleich ist. So z. B. die häufigen, dreiseitig prismatischen .uftinterstitien bei regelmässig polyedrischen, in alternirenden Reihen stehenlen Zellen, die vierkantigen zwischen den in nicht alternirende radiale und oncentrische Reihen geordneten Zellen der innern primären Rinde vieler Vurzeln. (Fig. 50, p. 131.) Seltener bilden sie enge, reihenweise übereinander tehende und durch verbundene Wandstücke von einander getrennte Spalten wischen den Grenzflächen zweier an einander stossender Zellen, wie in dem ichten Blattgewebe von Myrtaceen, Scirpus-Arten, den Parenchymlamellen der inde von Pilularia, Marsilia; ein Verhalten, welches sich an das der vielarmig icunösen Gewebe anschliesst.

Bei dem lacunösen Parenchym können zwei allerdings wiederum icht scharf trennbare Hauptformen unterschieden werden: vielarmiges nd lamellöses. Ersteres, Fig. 87, entsteht, indem das Flächenwachsthum immtlicher aus dem Meristemzustand tretender Zellen derart ungleich stattndet, dass sie an bestimmten Punkten Aussackungen treiben, welche zu langen rmen werden können, an andern nicht. Die Enden der Aussackungen benacharter Zellen bleiben in Verbindung miteinander, zwischen den übrigen Theilen er Oberfläche wird der Intercellularraum gebildet. Je nachdem die Ausickungen kurz oder zu langen Armen ausgestreckt, in eine oder in mehrere adialebenen gestellt sind, ist die Gestalt r Zellen sowohl wie der Räume verschien. Fast alle denkbaren Einzelformen finn sich in dem lacunösen Theil der meisten reiflächigen Blätter aus allen Klassen, gleich mit mannichfachen Uebergängen lamellösem Parenchym. Ausserdem mmt solches aus »sternförmigen« Zellen stehende Parenchym vielen monocotylen, mal Sumpf- und Wasserpflanzen zu. Beiiele die unten noch zu besprechenden aphragmen der Luftgänge; vielarmigunöse Stränge, auf welche gleichfalls iten noch zurückzukommen ist, durchzien der Länge nach, mit den die Gefässbünl enthaltenden dichtern Parenchymissen alternirend, die Blattstiele der Mantaceen (Arten von Canna, Maranta, rynium, Thalia), die Blätter mancher Bromeliaceen, z. B. Brom. Caratas; seits sternförmig verzweigte Zellen mit langen Armen und kleinem Mittel-

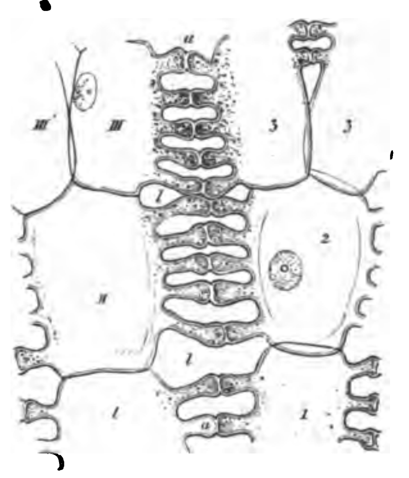


Fig. 87.

Fig. 87. Sagittaria sagittifolia, Wurzel, Querschnitt; *I—III* und 1—3 zwei radial verfende Reihen vielarmiger Zellen aus dem Rindenparenchym. *a* Arme, *l* Lücken (350). Sachs, Lehrb.

stück bilden den innern Theil, das »Mark« der Halme bei vielen Juncus-Arten; ähnlich strahlige, aber mit dickem blasigen Mittelstück versehene Zellen setzen die mächtige lacunöse Innenrinde der Rhizome von Scirpus lacustris, Sparganium ramosum zusammen, u. s. f.

Bei dicotyledonen Wasserpflanzen ist vielarmiges lacunöses Parenchym, abgesehen von den Laubblättern, selten, doch bildet es nach Duval-Jouve die Diaphragmen der Luftgänge von Limnanthemum nymphoides, nach Planchon[1] und Trécul[2]) die von Nelumbium, und die spongiöse Rindenmasse der Wurzeln von Jussiaea-Arten, der Stamminternodien von Mimoseen, welche diesen Pflanzen als Schwimmapparat dient.

Die schwammige luftführende Rinde der von den Knoten entspringenden Adventivwurzeln, welche den ins Wasser gehenden Trieben amphibischer Jussiaea-Arten (J. repens, J. grandiflora, J. natans, J. helminthorrhiza) als Schwimmapparat dienen,[3], besteht aus 3—6armigen Zellen. Dieselben sind in concentrische Schichten geordnet und jede trägt mindestens drei schmal-cylindrische Arme von einem nicht erweiterten Mittelstück aus. Von diesen ist der längste horizontal und radial nach der Peripherie gerichtet und sein Ende mit der zugekehrten Fläche einer Zelle der nächstäusseren Schicht verbunden. Zwei kürzere stehen im einfachsten Falle radial und tangential senkrecht und sind gleich lang, so dass die Radialansicht der Zelle die Form eines liegenden ⊢ erhält; das Ende eines jeden ist mit dem entsprechenden der nächstobern und nächstuntern Zelle derselben Schicht verbunden. Eine Verbindung der Zellen einer Schicht in tangentialer Richtung kommt end[lich] zu Stande, theils durch einzelne tangential gerichtete Arme, theils durch schräge Richtung der Hälften des T-Querbalken. Radial- und Querschnitte zeigen hiernach zwischen den schmalen Armen sehr grosse, viereckige, lufterfüllte Räume, die untereinander in Continuität stehen. Die Länge der Arme und Lufträume ist in jeder der concentrischen Schichten annähernd gleich und nimmt von innen nach aussen successive zu. Die radialen Arme der äussersten Schicht stossen direct an die frühzeitig zerreissende und collabirende Epidermis. Auch die spongiöse Rinde von Desmanthus natans W. und wahrscheinlich einigen anderen ähnlichen Mimoseen mag hier beschrieben sein, wenn sie gleich ihrer Entstehung nach den secundären Bildungen anzuschliessen ist. Die horizontal ins Wasser gehenden Stamm-internodien dieser Pflanze sind, nach Rosanoff[4]), zunächst cylindrisch, ihre parenchymatische Aussenrinde besteht aus einem innern Theil, welcher von 3—4 Schichten rundlicher ziemlich grosser Parenchymzellen gebildet wird, und einem äussern aus 3 kleinzelligen von der Epidermis bedeckten Schichten bestehenden. Wenn die Längsstreckung des Internodiums vollendet ist, schwillt es tonnenförmig an in Folge des Auftretens des spongiösen Schwimmapparats. Die Bildung dieses beginnt mit tangentialen Theilungen der von Aussen dritten Parenchymschicht, welche sich, sammt den auf sie folgenden Veränderungen, dann successive in die weiter innern Schichten fortsetzen. Die durch die tangentialen Theilungen entstandenen, in radiale Reihen geordneten Zellen wachsen zu unregelmässig vielarmigen Schläuchen mit schmal cylindrischen Armen und nicht verbreitertem Mittelstück aus, an den Enden der Arme verbunden bleibend und weite, lufterfüllte Lacunen umschliessend. Jede 2te oder 3te radiale Reihe ist vorwiegend in tangentialer Richtung verzweigt und verbunden, die 1—2 dazwischen liegenden allseitig. Die Epidermis und das hypoderme Parenchym werden durch die spongiöse Anschwellung in schmale Fetzen zerrissen. Später wird der ganze spongiöse Apparat (als Borke) wieder abgeworfen.

Wird in dem vielarmig lacunösen Gewebe ein Arm einer Zelle von dem Mittelstück als besondere Zelle durch eine Querwand abgetrennt, wie es öfters

1) Flore des serres, Tom. VI.

2) Ann. Sc. nat. 4. Sér. I, 168.

3) Ch. Martius, Sur les racines aérifères des espèces aquatiques des Jussiaea. Mém. Acad. de Montpellier, T. VI (1866). — Frank, Beitr. z. Pflanzenphysiologie p. 152, Fig. 2.

4) Bot. Ztg. 1871, p. 829, Taf. X.

z. B. bei Jussiaea vorkommt, und theilt sich diese Zelle dann weiter, so wird der Intercellularraum nicht mehr auf jeder Seite von Theilen vielarmiger Zellen begrenzt, sondern, je nach Zahl und Richtung der successiven Theilungen, von ganzen Zellen oder von Reihen oder ein- bis mehrfachen Schichten, Lamellen, solcher. Die ausgebildeteren Fälle dieser Anordnung kann man als lamellöses Lückenparenchym von dem vielarmigen unterscheiden, ohne dass jedoch die fast selbstverständlich oft vorkommenden Intermediärformen eine überall scharfe Sonderung gestatteten.

Bei der Bildung des lamellösen Parenchyms halten wohl in den meisten Fällen das ungleiche Flächenwachsthum und die Theilungen der aus dem Meristemzustande tretenden Zellen wenigstens anfänglich gleichen Schritt, so dass zugleich die Weite des Luftraums und die Zahl der seine Seiten begrenzenden Zellen zunimmt und erst in dem letzten Stadium die Dehnung der Zellen allein den Raum erweitert[1]). Ob der andere, bei der Bildung mancher Secretbehälter und in der secundären Rinde der Dicotyledonen beobachtete Fall, dass erst nach Vollendung der Theilungen in seiner Umgebung der intercellulare Luftraum entsteht, auch im primären Parenchym vorkommt, ist nicht sicher nachgewiesen.

Lamellöses Parenchym kommt in bestimmten Pflanzen an den gleichen Orten vor, wo vielarmiges bei anderen; z. B. lacunöse Schicht der bifacialen Blätter von Ilex aquifolium, Arbutus Unedo, Eugenia australis, Camellia; Blattstielbasis von Aspidium filix mas und Verwandten; Rinde des Rhizoms von Carex disticha; Stämme vieler Aroideen, wie Acorus Calamus, Calla, Monsterineen u. s. w.; Mark von Saurureen.

Als besondere, zwischen lamellösem und vielarmigem Parenchym intermediäre Erscheinung ist hier noch die aus locker und unregelmässig verbundenen Zellreihen bestehende Schicht zu nennen, welche bei den Selaginellen zwischen der festen Gefässbündelscheide und dem derben, dichten umgebenden Gewebe liegt (Vgl. Fig. 131, § 78).

Weite luftführende Kammern und Canäle, deren Durchmesser die sie begrenzenden Zellen um ein Vielfaches übertrifft, kommen auf zweierlei Art zu Stande. Die einen sind von den Lacunen des lamellösen Parenchyms nur durch ihre Weite ausgezeichnet, sie entstehen schizogen. Die anderen werden lysigen oder besser rhexigen gebildet; bei ihrer Entwicklung hört eine in der Richtung der späteren Lücke gelegene Gewebemasse auf, dem Flächenwachsthum der Umgebung zu folgen, und wird, indem letzteres andauert, zerrissen und mehr oder minder zerstört.

Der ersten schizogenen Kategorie gehören die grösseren Lufträume in Stamm, Wurzeln und Blättern zahlreicher Sumpf- und Wasserpflanzen an: Marsiliaceen, Salviniaceen, Blätter von Isoëtes, Ceratopteris; Potamogeton, Hydrocharideen, Alismaceen, Pontederia, Aroideen, Lemna; Papyrus (?); Ceratophyllum, Myriophyllum, Hippuris, Trapa, Hottonia, Elatine, Utricularia, Menyantheen, Nymphaeaceen, Nelumbium, Mark von Desmanthus natans etc. Vgl. Fig. 88, 92, 122 und 124, Cap. VIII.

In die lysigene Kategorie gehören die Luftgänge der Equiseten, die der

1) Vgl. z. B. Frank, l. c. Vöchting, Myriophyllum, N. Acta Acad. Leop. Vol. 36. —

Blätter, Stämme, auch Wurzeln der meisten Cyperaceen, Gramina, der Blätter von Sparganium, Typha, Iris pseudacorus und Verwandten, Pandanus, der Marantaceen, Musa (?); theilweise die der Stengel von Callitriche, die der Blätter der schmalblättrigen Eryngien, von Lobelia Dortmanna, Nelumbium (?) u. a. m.; endlich die axile Röhre der zahlreichen hohlen Stengel von Equiseten, Gräsern. Umbelliferen, Labiaten, Compositen, u. v. a., von hohlen Blättern und Blattstielen (Allium, Asphodelus, Umbelliferen u. v. a.), auch die axile Höhlung der Internodien von Nelumbium[1]).

Für viele Fälle ist die Entstehung der Kammern noch nicht näher untersucht, sie kann jedoch nach dem zu beschreibenden Bau ihrer fertigen Wände ziemlich sicher erkannt werden, wie in den oben mit (?) bezeichneten Beispielen. Näheres Eingehen auf diese Frage hat jedoch nur ein sehr geringes Interesse. Denn einerseits sind allerdings beide Entstehungsmodi in den Extremen wesentlich verschieden, beiden entsprechen auch meist gewisse Differenzen im Bau der Kammerwände, beide sind endlich in der Regel nach den verschiedenen Gruppen des Systems vertheilt. Andrerseits werden aber auch hier durch allerlei intermediäre Fälle alle scharfen Grenzen verwischt und können nach Entstehung und Bau verschiedene Formen bei nächstverwandten Pflanzen am gleichen Orte einander wechselsweise vertreten. Dem Bau und der Entstehung nach intermediär sind z. B. die peripherischen, mit den Gefässbündeln alternirenden Luftgänge in dem Stengel der Equiseten; sie beginnen schizogen, zuletzt werden einige der auseinanderweichenden Zellen zerrissen und ihre Membranen bleiben der Wand des Ganges anhängen.[2]) Aehnliches gilt für die grösseren, vor den 2 kürzern Seiten des vierkantigen Querschnitts liegenden Luftgänge im Stengel der Eucallitrichen, während die kleineren daneben und bei Pseudocallitriche alle nur schizogen sind[3]). In den Blattstielen der Marantaceen werden die Arme der sehr locker vielarmig-lacunösen Stränge zuletzt vielfach durch die Dehnung der Umgebung auseinandergerissen zur Bildung continuirlicher Luftgänge, ihre abgerissenen, oft spitzen und dickwandigen Enden ragen frei in den Raum hinein. In den Halmen von Scirpus lacustris[4]) differenzirt sich das Meristem zuerst in prismatische Stränge vielarmig lacunös werdenden Gewebes und diese trennende, meist einschichtige auf dem Querschnitt ein Netz mit eckigen Maschen darstellende Platten dichten Parenchyms. Dem starken Flächenwachsthum der letztern folgen die vielarmigen Zellen unter beträchtlicher Streckung der Arme, um aber schliesslich grösstentheils zerrissen zu werden und nur vertrocknete Reste in dem prismatischen Raume zurückzulassen. Weitere Beispiele s. unten.

Für die wechselseitige Vertretung beider Hauptformen am gleichnamigen Orte verwandter Pflanzen kann wohl der obenerwähnte Halm von Scirpus lacustris und der von Papyrus genannt werden, welch letzterer sehr ähnlich vertheilte aber dem Anschein nach rein schizogene Luftgänge hat, über deren Entwicklung mir jedoch keine directen Beobachtungen vorliegen. — Carex arenaria

1) Trécul, l. c. p. 166.
2) Vgl. Frank, l. c.
3) Vgl. Hegelmaier, Monogr. v. Callitriche, p. 24, Taf. 1.
4) Frank, l. c. p. 147.

hat in der inneren Rinde des Rhizoms einen Kreis grosser, durch mehrschichtige radiale Parenchymlamellen getrennter Luftgänge, welche, wie bei Cyperaceen Regel ist, lysigen sind; C. disticha hat an demselben Orte 7—10 Kreise enger, durch einfache Zellschichten getrennter schizogener Gänge.

Hinsichtlich der Gestalt der grösseren Lufträume wurde schon angedeutet, dass sie entweder kurze polyedrische Kammern sind, z. B. in den Blättern von Pistia, den Blattstielanschwellungen von Trapa, den Lemnen, oder, und dies vorwiegend in längsgestreckten Theilen wie Stengeln, Blattstielen, schmalen Laubblättern, längsgestreckte prismatische Kanäle oder Gänge. Letztere durchziehen übrigens den gestreckten Theil auch nur selten ohne Unterbrechung — z. B. den Blattstiel von Nuphar luteum nach Frank —; meistens sind sie durch zahlreiche Querplatten, die nachher zu beschreibenden Diaphragmen, in Kammern getheilt, oder, in Stengeln, wenigstens in den Knoten durch Parenchymplatten unterbrochen.

Der Bau der Wände grösserer Lufträume zeigt manche bemerkenswerthe Erscheinungen. Stamm, Blätter, auch Wurzeln vieler Wasser- und Sumpfpflanzen werden von zahlreichen Gängen oder Kammern durchzogen, und diese, zumal die schizogenen, von einander an den meisten Orten nur durch einschichtige Parenchymlamellen getrennt; mehr- bis vielschichtig sind diese Zwischenwände nur, wo Gefäss- oder Faserbündel in ihnen verlaufen. Meyen[1]) hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Zellen der einschichtigen seitlichen Zwischenwände vielfach auf weite Strecken vollkommen lückenlos verbunden seien, ein Verhalten, welches in der That häufig zuzutreffen scheint, z. B. in den Stengeln der Potamogeton-, Myriophyllum-Arten, den Stengeln und Blättern von Papyrus, Scirpus lacustris, den Blattstielen von Nymphaeaceen, Pontederia crassipes. Mit voller Bestimmtheit möchte ich jedoch, nach den vorhandenen Untersuchungen, diese Aussage nicht machen, einestheils wegen der grossen Schwierigkeit, die Abwesenheit sehr kleiner Interstitien vollkommen zweifellos zu constatiren, anderntheils weil die Gänge in den Blattstielen von Ceratopteris, Villarsia parnassifolia durch sehr enge, in den Internodien von Marsilia-Arten sogar durch ziemlich grosse Interstitien seitlich miteinander communiciren. Eine mittelbare Communication der Gänge findet übrigens auch bei jenem lückenlosen seitlichen Abschluss statt, nämlich durch die Interstitien in der Blattlamina, den Stengelknoten und in bestimmten Fällen durch besondere unten zu beschreibende Diaphragmen.

Schizogene Räume werden begrenzt durch die glatten Membranen der Zellen, welche ihre Wand bilden. In manchen grössern Gängen, z. B. Nuphar[2]), oder auch Lücken, z. B. Rhizom von Aspidium Filix mas, wird diese von einer zarten Cuticula überzogen. In wieweit diese Erscheinung allgemeiner verbreitet ist, bedarf noch näherer Untersuchung.

Die Wand der lysigenen Räume ist in der Regel mehr oder minder bedeckt von den Resten der zerstörten Zellen, auf deren Kosten der Raum zu Stande kam, oder dieser ist selbst streckenweise von Zellresten locker ausgefüllt. Es kommen in dieser Beziehung mannichfaltige Specialformen vor, je nachdem die

1) Physiol. I, 295. 2) Frank, l. c. p. 155.

transitorischen Zellen mechanisch zerrissen, oder aufgelöst werden, oder vertrocknen, oder diese Erscheinungen combinirt sind.

In dem Marke der meisten hohl werdenden, d. h. von einem grossen axilen lysigenen Luftgang durchzogenen Stengelinternodien (Gräser, Umbelliferen, Compositen, Equiseten etc.) beginnt das Hohlwerden damit, dass die dem Wachsthum ihrer Umgebung nicht folgenden vergänglichen rundlichen oder polyedrischen Zellen zuerst von einander getrennt werden, zur Bildung successive wachsender schizogener Lücken. Die Zellen des somit zerklüfteten Gewebes verlieren dann allmählich das Protoplasma, vertrocknen und collabiren mit einander zu flockigen oder häutigen Massen, welche der Wand der Höhlung anhaften. Der ganze Process beginnt in einem Internodium, entweder gleichzeitig an vielen Stellen des Marks (z. B. Phragmites), oder in der Mittellinie, um von dieser aus centrifugal fortzuschreiten (z. B. Cicuta virosa, Blüthenstengel von Taraxacum[1])).

Wesentlich derselbe Vorgang in kleinem Maassstabe findet bei den kleinen, mit den Gefässbündeln alternirenden Luftgängen der Equisetum-Internodien statt; nach Frank auch bei den in der Blattscheide vieler Gräser, der Blattscheide und Lamina der Carex-Arten Luzula albida und maxima mit den Bündeln alternirenden. In den letztgenannten Fällen scheint jedoch noch ein etwas anderes Verhalten hinzuzukommen, welches bei den Gängen in Blättern von Liliaceen und Amaryllideen, Pandanus und wahrscheinlich an vielen andern Orten zu beobachten ist: die Zellgruppe, an deren Stelle der Gang tritt, verliert zuerst das Protoplasma, ihre Membranen werden augenscheinlich dünner, zum Theil aufgelöst, endlich in Folge der Dehnung der Umgebung zerrissen. Dünne, sehr unscheinbare Fetzen des zerrissenen Gewebes bekleiden die Wand des erwachsenen Ganges.

Die beschriebenen Erscheinungen werden in den Halmen von Cyperaceen (Scirpus lacustris, Heleocharis-, Eriophorum-Arten), Juncus effusus u. Verw., in den Blättern von Iris pseudacorus, Sparganium, Typha[2]) u. a. dadurch modificirt, dass die den Raum der Luftgänge ursprünglich einnehmenden Gewebestränge zuerst vielarmig-lacunös werden, dem Wachsthum in ihrer Umgebung mit starker Streckung ihrer Zellenarme eine Zeit lang folgen, zuletzt aber vertrocknen und theilweise zerreissen. Eine theilweise Auflösung der Membranen wird auch hier durch deren schliessliche ausserordentliche Zartheit angedeutet. In Folge der beschriebenen Vorgänge findet man an den Wänden dieser Lufträume Gruppen verzerrter, mehr oder minder collabirter »sternförmiger« Zellen, oder selbst, wie in den Juncus-Halmen, den ganzen Raum locker von solchen ausgefüllt. Es ist einleuchtend, dass diese Fälle sich einerseits unmittelbar an jene für Marantaceen oben beschriebenen anschliessen, wo vielarmig lacunöse Stränge theilweise zerrissen werden, ohne dass ihre Zellen absterben; und andrerseits das vertrocknende lacunöse Mark von Juncus an die zahlreichen Fälle, wo das Mark frühzeitig zu einem lufterfüllten Cylinder eintrocknet ohne Bildung grösserer Lücken oder Gänge.

Bei einer Anzahl Cyperaceen endlich behalten die Zellen, auf deren Kosten der Luftraum gebildet wird, wenigstens zum Theil derbe Wände und diese werden einander durch den von der Umgebung ausgeübten Zug bis zum Verschwinden des Lumens genähert. Diese collabirten Wände sind dann in dem Luftraum ausgespannt in Form dünner Platten oder Fäden, welche, wie Schwendener sagt, ganz das Bild einer vor der Lampe ausgezogenen Glasröhre gewähren. Schwendener[3]) gibt solches für die vielarmigen Zellen im Halm von Scirpus maritimus an. Aehnliches kommt vor an den cylindrisch-prismatischen Zellen der Wurzelrinde von Carex-Arten, Cyperus alternifolius; auch, wenngleich wenig entwickelt, in den Luftgängen des Rhizoms von Carex arenaria. In der Wurzel-Innenrinde von Carex folliculata z. B. bleiben während der tangentialen Dehnung der Aussenrinde zahlreiche 1—3reihige Radialstreifen aus cylindrisch-prismatischen, Stärke führender Parenchymzellen aufgebaut; mit ihnen alternirende, meist 2—4reihige Streifen werden zu Lücken erweitert, in welchen die Membranen der querverzogenen Zellen als fast solide dünne Platten in tangentialer Richtung ausgespannt sind.

Wie schon angedeutet wurde und in späteren Capiteln weiter darzustellen ist, nehmen

1) Frank, l. c. p. 145.
2) Frank, l. c. p. 148.
3) Mechan. Princip p. 92, Taf. X, 10.

an der Wandbildung der hier in Rede stehenden Luftgänge — abgesehen von den in bestimmten Fällen haarähnlich von der Wand entspringenden Einzelfasern — nur Parenchymschichten Theil. Die einzige bekannte Ausnahme hiervon findet sich im Blattstiele von Thalia dealbata [1]), indem hier jeder Luftgang seiner ganzen Länge nach durchzogen wird von zahlreichen dünnen Sklerenchymfaserbündelchen, welche grösstentheils ganz frei in dem Gange stehen und nur da wo sie, ganz gerade, durch die nachher zu beschreibenden zweierlei Diaphragmen laufen, mit anderen Elementen seitlich verbunden sind. Man erkennt auch an der erwachsenen Pflanze leicht, dass die Freilegung der Bündelchen eine Folge der Zerklüftung des den Gang ursprünglich erfüllenden lacunösen Parenchymstrangs ist, welcher in seinem Wachsthum der Streckung aller übrigen Theile nicht gleichmässig folgt.

§ 52. Bei der Bildung längsverlaufender Luftgänge, mag dieselbe einfach schizogen oder mit Zerstörung von Zellen geschehen, bleiben meistens an bestimmten Orten, der Dehnung folgende Querzonen im Zusammenhang, als Diaphragmen, welche die Continuität des Gangs unterbrechen.

Erstlich in den Knoten wohl aller hohlen Stengel, und zwar hier hohe vielschichtige Scheiben dichten Parenchyms, durch welche Gefässbündel, Milchröhren, Secretgänge verlaufen und austreten, wie in späteren Capiteln beschrieben werden wird. In den Internodien ist die grosse einfache axile Höhlung der hohlen Stengel jedenfalls in den allermeisten Fällen ununterbrochen, und das Gleiche gilt für die zahlreichen peripherischen Gänge in den Internodien vieler Wasserpflanzen, wie Ceratophyllum, Myriophyllum, Hippuris, Elatine Alsinastrum, Jussiaea spec., Limnanthemum nymphoides, Zostera, Posidonia Caulini, Nelumbium; auch, mit einer nachher zu erwähnenden Einschränkung, für Blatt- und Blüthenstiele der einheimischen Nymphaeaceen; endlich wohl für alle, in dieser Hinsicht jedoch noch genauer zu beachtenden, mit grossen Luftgängen versehenen Wurzeln. Dagegen sind die Luftgänge in den Internodien, den Blattstielen und Blättern der meisten Monocotylen, den Blattstielen von Limnanthemum nymphoides, den Internodien und Blattstielen resp. conischen Blättern der Marsiliaceen, den Blättern der Isoëten u. s. w., durch Diaphragmen gekammert.

Diese stehen in kurzen, meist 1 bis einige Millimeter, selten über 1 Ctm. betragenden Höhenabständen von einander, horizontal oder schräg, die aneinandergrenzenden Gänge entweder in ungleicher Höhe, also alternirend, oder aber in nahezu gleicher, so dass ein und dasselbe Diaphragma sich gleichsam über mehrere bis viele Gänge erstreckt.

Die Diaphragmen bestehen aus einer, seltner aus einigen Schichten parenchymatischer, oft chlorophyllreicher Zellen, zwischen welchen immer lufthaltige Interstitien von einer Kammer in die andere führen; und zwar theils aus dichtem Parenchym mit engen Interstitien, wie z. B. in den Blättern von Luzula maxima mit zweischichtigen Diaphragmen, Carex-Arten, Cladium Mariscus, Scirpus silvaticus, maritimus, Cyperus fuscus, Veratrum album, Iris Pseudacorus, Posidonia Caulini, Zostera, Caladium, Colocasia und Verwandten u. s. w.; andere aus vielarmigen, mit den Enden der Arme verbundenen, also eine weit-lacunöse Platte bildenden Zellen, wie in Blättern und Stengeln vieler Wasserpflanzen: Isoëtes, Potamogeton, Aponogeton, Typha-, Sparganium-, Pontederia-, Butomus-, Sagittaria-, Alisma-Arten, Nelumbium, Blattstielen von Limnan-

1) Duval-Jouve, Diaphragmes vasculifères des Monocotyledones. Mém. Acad. Montpellier, 1873; p. 168.

themum, Strelitzia, Halmen von Papyrus, Heleocharis palustris, Eriophorum, Blättern von Pandanus u. a. m. In dem weiten Mitteltheil der Halme von Juncus effusus, glaucus und Verwandten bleiben Querzonen von einigen Lagen vielarmig sternförmiger Zellen relativ derbwandig und persistiren als Diaphragmen, während das zwischen ihnen liegende, zarte, ebenfalls vielarmig lacunöse Gewebe collabirt. —

Intermediäre Formen, welche die scharfe Trennung der lacunösen Diaphragmen von den dichten unmöglich machen, sind nicht selten; so die aus kurzarmigen, enge Lücken freilassenden Zellen gebildeten bei Scirpus lacustris, in den Blattscheiden und Blättern von Glyceria aquatica, Oryza sativa (Duval-Jouve), an welche sich manche der schon genannten anschliessen; die englacunösen Diaphragmen der Marsiliaceen, welche in ihrem Bau den Seitenwänden der Luftgänge ziemlich gleich sind, etc.

Zweierlei Diaphragmen wurden schon oben für die Luftgänge des Blattstiels von Thalia dealbata erwähnt. Die einen sind meist einschichtige, vielarmig-lacunöse Platten, augenscheinlich hervorgegangen aus querer Zerklüftung eines den Gang ursprünglich ausfüllenden, vielarmig lacunösen Stranges. Die anderen bestehen aus einer Schicht relativ kleinzelligen, dichten Parenchyms, welcher auf jeder Fläche eine vielarmig lacunöse aufliegt. Aehnliche Verhältnisse, deren ähnlicher Ursprung von vornherein nicht zweifelhaft sein kann, kommen in den Blattstielen der Musa-Arten vor.

In den angeführten Monocotyledonen-Blättern und -Blattstielen und den ihnen im Bau ähnlichen Halm-Internodien (Scirpus, Juncus, Papyrus etc.), ferner den Blattstielen von Nelumbium, sind die longitudinalen Gefässbündel durch mehr oder minder zahlreiche dünne Querästchen verbunden (§ 66, 91). Diese verlaufen, zumal wo die Seitenwände der Luftgänge einschichtig sind, durch die Diaphragmen, sei es quer durch ihre Fläche, sei es durch ihren mit der Seitenwand zusammenstossenden Rand. Sind die Diaphragmen einschichtig, so stellt das Gefässbündelchen gleichsam eine mehrschichtige Anschwellung derselben dar, welche entweder nach beiden Flächen (z. B. Sagittaria) oder auch der untern allein (z. B. Scirpus lacustris) vorspringt. Entweder enthalten alle Diaphragmen ein transversales Bündel (z. B. Papyrus) oder nur einzelne, andere nicht (z. B. Pontederia, Butomus); von den zweierlei bei Thalia, Musa nur die dichten. Wo nicht alle Längskanten zwischen den Luftgängen longitudinale Bündel enthalten, wie bei Papyrus, Sagittaria, im Blatt von Acorus Calamus müssen sich die Querbündel führenden Diaphragmen quer durch mehrere Gänge erstrecken, die Anordnung derselben ist also einigermassen von der der Gefässbündel abhängig.

Die Gestalt der Zellen vielarmig lacunöser Diaphragmen, welche von Einigen mit Vorliebe behandelt wurde [1], ist besonders mannichfaltig und oft zierlich bei den einschichtigen, bei welchen die sämmtlichen Arme der Zellen in einer Ebene liegen. Für die Details sei auf die citirten Schriften verwiesen und hier nur ein Paar Hauptformen aus Stengeln und Blattstielen erwähnt.

---

1) Meyen, Phytotomie, p. 85, 198. — Harlemer Preisschr. 138 ff. — N. Syst. d. Pflanzenphysiologie I, 294 ff. — Duval-Jouve, l. c.

1) Ziemlich regelmässig sternförmige Zellen mit langen Armen, weite Lacunen zwischen diesen lassend, letztere gewöhnlich den ursprünglichen Berührungskanten von drei oder mehr Zellen entsprechend, z. B. Isoetes, Villarsia, Nelumbium, Potamogeton natans, Thalia, Pandanus, Pontederia, Eriophorum, Heleocharis palustris u. a. Bei den beiden Letzteren sind die Lacunen durch die Arme dreier Zellen begrenzt, im Umriss gerundet dreieckig und in der Mitte eingeengt durch die wulstig vorspringenden Ränder der Berührungsflächen des eine jede Seite bildenden Armpaares; sie haben daher die Form eines gothischen Dreiblatts, das ganze Diaphragma hierdurch und durch die zierliche Tüpfelung seiner dicken Zellmembranen ein eigenthümliches Aussehen.

2) Kurzarmige Zellen, a) mit gerundeten, den ursprünglichen Kanten entsprechenden Lacunen (z. B. Blatt von Sagittaria sagittifolia, Butomus),

b) mit einer Reihe kleiner runder, oder spaltenförmiger Lacunen längs der ursprünglichen Grenzfläche zweier Zellen: Scirpus lacustris.

c) mit Lacunen an beiden Orten, die den Kanten entsprechenden grösser als die längs der Seiten (z. B. Sagittaria indica, lancifolia), oder beide annähernd gleich gross (z. B. Marsilia).

In den Diaphragmen von Scirpus lacustris kommt, zumal am Rande, auch das unter c) genannte Verhältniss vor, mit manchmal selbst relativ sehr grossen Kantenlücken. (Vgl. Meyen, Physiol. I, Taf. II, Fig. 3 u. 4). Der grössere Theil der Fläche dieser Diaphragmen hat dagegen gewöhnlich folgenden Bau. Die Fläche erscheint in polygonale Felder getheilt und jedes dieser durch einige parallele Wände (sie seien die innern genannt) in durchschnittlich 4 Zellen, von denen die mittleren schmal viereckig, die äusseren unregelmässig und schmal 3—5eckig sind. Die inneren Wände eines Feldes sind denen der benachbarten Felder gewöhnlich nicht parallel. Die Wände, welche die Felder begrenzen und augenscheinlich denen der später durch die innern getheilten Mutterzellen entsprechen, sind unregelmässig undulirt und mit den angrenzenden lückenlos verbunden. Längs der parallelen innern Wände dagegen haben alle Zellen je eine Reihe von durchschnittlich 5—7 kurzen Armen, und zwischen diesen liegen rundlich viereckige Lacunen.

Die mehrschichtigen lacunösen Diaphragmen verhalten sich selbstverständlich den oben besprochenen vielarmigen lacunösen Parenchymmassen im Wesentlichen gleich. Eine besondere Erwähnung verdienen nur die den Halm von Papyrus schräg und gekrümmt durch viele Luftgänge quer durchziehenden; einestheils wegen der höchst unregelmässigen Gestalt und Anordnung der Arme ihrer Zellen; anderntheils weil sich ihr lacunöses Gewebe auch quer durch die Seitenwände der Luftgänge von einem zum andern und von den äussersten bis in das peripherische Chlorophyllparenchym fortsetzt. Da sich alle Diaphragmen, oder doch die meisten quer durch mehrere oder viele Luftgänge erstrecken, so communiciren durch diese Vorrichtung alle Gänge indirect mit einander, mit den lufthaltigen Interstitien des Chlorophyllparenchyms und durch diese mit den Spaltöffnungen, obgleich in den Seitenwänden der Gänge selbst keine Interstitien zu finden sind.

Bei solchen Pflanzen, welche reichlich Kalkoxalat abscheiden, wird dieses nicht nur öfters in Form kleiner Krystalle reichlich in den Zellen, welche die Luftgänge begrenzen, abgelagert, wie z. B. in den Diaphragmen von Musa, Sagittaria, sondern der Bau der Wände, sowohl seitlicher als der Diaphragmen, erfährt auch bei manchen dadurch eine Complication, dass krystallführende Schläuche in die wandbekleidende Schicht eingeschaltet sind, oder ihr aufsitzen wie Papillen oder kleine Härchen. Soweit die Erfahrungen reichen, kommt dieses nur bei schizogenen Räumen vor, nicht bei den lysigenen; ob Nelumbium mit zahlreichen in die Luftgänge ragenden Drusen vielleicht eine Ausnahme macht, muss durch die Entwicklungsbeobachtung noch entschieden werden. Von den § 32 beschriebenen Formen der Krystallschläuche kommen hier vorwiegend längliche oder spindelförmige Rhaphidenschläuche und kugelige, je eine sternförmige Druse umschliessende in Betracht.

Soweit dieselben in die Wandschicht eingeschaltet sind, bedürfen sie hier

keiner weiteren Besprechung. Die ins Innere vorspringenden Drusenschläuche sitzen immer der Wand als kleine runde Blasen mit breiter Basis an, einzeln oder (Trapa) gruppenweise. Ihre immer zarte Membran wird in manchen Fällen im Alter äusserst zart, undeutlich — ob sie ganz schwindet, mag dahingestellt bleiben — so dass die Drusen frei ins Innere des Raumes ragen oder zu ragen scheinen.

Die prominirenden, länglichen oder spindelförmigen Rhaphidenzellen sitzen theils an den Seitenwänden, alsdann diesen entweder mit ihrem einen Ende eingeschaltet oder mit ihrer Mitte in einer schmalen Fläche einer Wandzelle angesetzt und mit beiden Enden auf- und abwärts frei in den Raum ragend. Für die einschichtigen Diaphragmen und die ebenfalls einschichtigen Kammerwände im Blatt von Pistia gilt theils dasselbe, theils sind die Rhaphidenzellen hier mit ihrer Mitte in die Zellplatte eingeschaltet und ragen mit den Enden über diese hinaus, mit dem einen nach oben, mit dem andern nach unten.

Beispiele aller dieser Verhältnisse liefern für Drusenschläuche Myriophyllum, Trapa, Nelumbium; für Rhaphidenschläuche Pontederia [1], Scitamineen, Philydrum [2], Colocasia odora, für beiderlei Formen zusammen viele Aroideen, wie Colocasia antiquorum, Caladium nymphaeifolium [3], Pistia.

In den Diaphragmen der Pontederia-Blattstiele (P. cordata und crassipes kommen zu den Rhaphidenschläuchen andere, welche spindelförmig, mit ihrer Längsachse rechtwinklig zum Diaphragma gestellt, mit ihrer Mitte diesem eingeschaltet sind, so dass die Enden nach oben und unten in den Raum ragen, und welche einen einzigen spiessförmigen, beiderseits scharf gespitzten Krystall enthalten. Dieser wird mitsammt dem ihn enthaltenden Schlauche, zumal bei P. cordata, mehr als dreimal länger wie der Dickendurchmesser des Diaphragma. Zuletzt wird die Membran des Schlauches über den Spitzen des Krystalls undeutlich, so dass diese frei in den Luftraum zu sehen scheinen. [4]

§ 53. Die Wände mancher grosser Lacunen und Luftgänge sind durch vorragende Zellen oder Zellabschnitte ausgezeichnet, welche ihrer Form nach als Haare bezeichnet werden können. Dieselben sondern sich in zwei Kategorien, nämlich Drüsenhaare und nicht drüsige, meistens derben Sklerenchymfasern ähnliche. Der ersten Kategorie gehören allein die Drüsenhaare an, welche wohl zuerst von Mettenius [5] kurz erwähnt, später von Schacht [6] beschrieben worden sind für die Luftlücken des Rhizoms und der Blattstielbasis von Aspidium Filix mas. In die grösseren Lücken ragen hier ein bis wenige kurze, einzellige Kopfhaare, welche einzeln den angrenzenden stärkereichen Parenchymzellen ansitzen, als deren Tochterzellen resp. Ausstülpungen sie ursprünglich entstehen. Der dünne, kleine cylindrische Stiel verbreitert sich in einen grossen etwa birnförmigen Kopf und dieser sondert auf seiner Oberfläche, bis an die Stielgrenze, eine feste, grünlich glänzende dicke Harzschicht ab. Der Modus dieser Absonderung und der Bau der ganzen Haare sind dieselben, welche oben (p. 94) für die Drüsenhaare beschrieben wurden; auch kommen Drüsen-

1) Meyen, Phytotomie, Taf. V.
2) S. F. Hoffmann, Linnaea, XII, p. 682.
3) Meyen, l. c. Tab. XII.
4) Vgl. Meyen, Phytotomie, Taf. V. — Duval-Jouve, l. c. p. 166.
5) Fil. horti Lips. p. 92.
6) Pringsheim's Jahrb. III, 352.

haare, welche den intercellularen ganz gleich sind, hie und da auf der Oberfläche der Blattstielbasen des Wurmfarns, als Zähnchen der Basis der Paleae vor. In der Blattstielbasis von Asp. spinulosum — und vermuthlich noch anderer verwandter Arten — kommen ebensolche intercelluläre, innere Drüsenhaare vor, wenn auch minder zahlreich als bei Filix mas. —

Die zweite Kategorie der intercellularen Haare findet sich in den Luftgängen vorzugsweise solcher Pflanzen, welche keine Diaphragmen haben: Pilularia, Nymphaeaceen, Aroideen, Rhizophora, aber auch Limnanthemum, und dient, ihrer Structur und Anordnung nach, gleich den Diaphragmen zur Festigung. Russow[1]) fand in den Luftgängen der Wurzel von Pilularia globulifera uhrfederartig aufgerollte Haare mit dünner, aussen fein warziger Membran in folgender Anordnung. Die Innenrinde enthält 12 durch radiale einschichtige Seitenwände getrennte Luftgänge, 6 breitere mit ebensoviel schmälern alternirend. Einzelne der Aussenrinde angrenzende Zellen der Seitenwände sind zu jenen Haaren verlängert, welche als stumpfe Schläuche mit $1\frac{1}{2}$ engen Windungen in die kleinen Gänge hineinragen, die Breite des Gangs ausfüllend, alle nach derselben Richtung sehend. Die verticale Entfernung zwischen 2 Haaren ist nie kleiner als der grösste Querdurchmesser der schmälern Gänge.

In den Luftgängen der Blatt-, Blätter- und Blüthenstiele der Nymphaeaceen, bei Nymphaea-Arten (nicht aber Nuphar), nach S. Hoffmann auch in Wurzeln und Rhizom, sind seit Guettard[2]) verzweigte »Sternhaare« bekannt mit spitzigen Armen und derber Wand, welche zahlreiche nach aussen vorspringende, Kalkoxalat enthaltende[3]), stumpf warzenförmige Verdickungen zeigt. In den Blatt- und Blüthenstielen entspringen die Haare von den einfachen senkrechten Zellreihen, welche die Kanten der im Querschnitt polygonalen Luftgänge bilden, in ungleichen Höhenabständen über einander, in einer Kante oft nur durch wenige Zellen getrennt, in benachbarten auf ungleicher Höhe, so dass auf jedem grössern Quer- und Längsschnitt mehrere zugleich sichtbar sind (Fig. 88). Eine von oben nach unten abgeplattete Zelle der

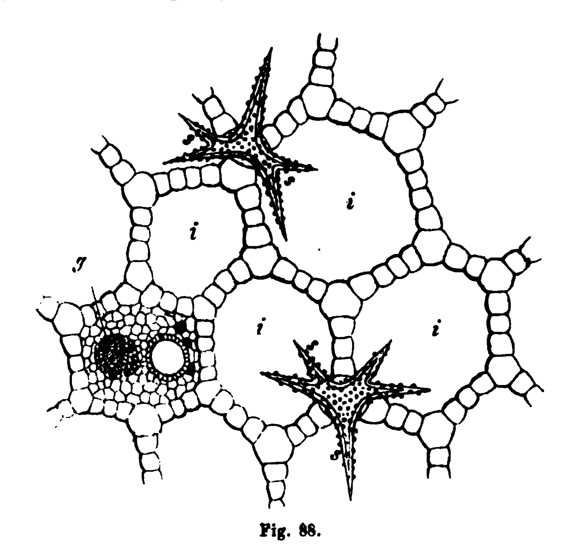


Fig. 88.

Fig. 88. Nuphar advena, Querschnitt durch den Blattstiel. *g* Gefässbündel, *i* Luftgänge, *s* sternförmige Haare. Aus Sachs, Lehrb.

1) Vergl. Unters. p. 22.

2) Vgl. Meyen, Physiologie I, 311. Phytotomie p. 200, Taf. IV. — Trécul, Ann. sc. nat. 4. Ser. Tom. IV.

3) Nach einer Notiz H. v. Mohl's, welche mir mitgetheilt wurde.

Kantenreihe treibt nach jedem der gewöhnlich 3, seltener 4 angrenzenden Luftgänge einen Arm, welcher sich sofort bei seinem Eintritt in den Gang in die divergirenden spitzen Zweige des immer einzellig bleibenden Haares spaltet. In dem einfachen regelmässigen Fall, wie er z. B. im Blattstiel von Nuphar pumilum häufig ist, gabelt sich jeder Arm einmal und zwar in 2 ohngefähr gleiche Aeste, deren einer aufwärts, der andere abwärts sieht. Bei N. luteum folgt häufig auf diese verticale Gabelung sofort eine zweite in zu ihr rechtwinkliger Richtung, so dass im regelmässigsten Falle jeder Arm in 4 spitze Aeste ausläuft, 2 schräg aufwärts und 2 schräg abwärts divergirende. Durch Ausbleiben der einen oder ungleiche Entwicklung der Aeste dieser zweiten Gabelung kommen aber sowohl bei dieser, als bei anderen Species oft unregelmässigere Gesammtformen zu Stande; auch mag reichere Verästelung vorkommen können. In den grösseren Luftgängen sind die Aeste kürzer, als der Querdurchmesser dieser, sie divergiren ohngefähr rechtwinklig und die meisten stehen mit der Wand der Gänge nicht in Berührung. In den engen Gängen, wie denen der Peripherie der Blattstiele genannter Arten, und nach Meyen in allen bei Nymphaea odorata und caerulea, sind die Haare nicht oder nicht viel kleiner als in den weiten, sie stossen daher vielfach an die Seitenwände. Der Divergenzwinkel ihrer vertical stehenden Zweige wird oft viel grösser als bei den obigen, nicht selten bis 180°, so dass das Haar im Profil die Form eines H zeigt.

In den Lacunen der Blattlamina ist die Form der Haare im Unterflächentheil von der beschriebenen nicht wesentlich verschieden. An der Grenze zwischen diesem und der lamellösen Parenchymschicht der obern Fläche stehen zahlreiche Haare, die einerseits divergirende Arme abwärts, in die Lacunen, aufwärts aber andere senden, welche geradlinig und senkrecht, zwischen den Parenchymlamellen, bis zur Innenfläche der Epidermis gehen.[1])

In den Luftgängen der untersuchten Nymphaeaceen, wenigstens der Blattstiele, kommt eine andere, von der beschriebenen verschiedene Haarbildung vor. Einzelne Zellen der Seitenwand treiben in den Gang hinein eine schlauchförmige Aussackung, welche sich unregelmässig vielarmig, aber sehr reich verzweigt und durch Querwände in gleichfalls unregelmässig vielarmige Zellen theilt. An diesen setzt sich das gleiche Wachsthum eine Zeit lang fort, so dass eine kleine lacunöse Zellmasse entsteht, welche den Gang wie ein mehrschichtiges Diaphragma locker verstopft. Die Zellen dieser Pseudo-Diaphragmen behalten zarte glatte Wände und spärliches, einige Stärkekörnchen führendes Protoplasma[2]). —

Derbe spitzarmige Sternhaare, welche denen der Nymphaeaceen sehr ähnlich sind, finden sich in den Luftgängen von Limnanthemum nymphoides und den übrigen untersuchten Arten derselben Gattung, sowohl in Stengeln und Rhizomen als Blattstielen.[3]) Von denen der Nymphaeaceen sind sie immer durch ganz glatte Membranen ausgezeichnet, manche ragen nur in einen Luftgang. Weder bei den ächten Villarsien, noch den übrigen Menyantheen, noch anderen habituell ähnlichen Wasserpflanzen sind die Sternhaare bis jetzt gefunden.

---

1) Meyen, Haarlemer Preisschr. Taf. V. Physiol. l. c. 312. — Trécul, l. c. Pl. 12, Fig. 32
2) Trécul, l. c. Fig. 12. — Frank, l. c. p. 153.
3) Grisebach u. Hoffmann, Linnaea Bd. XII, 681. — S. F. Hoffmann, ibid. XIII. 25 (1839).

Bei bestimmten Aroideen, nämlich der Gruppe der Monsterineen (Monstera, Tornelia, Heteropsis, etc.), Pothos Rumphii und Spathiphyllum[1]) sind in den Lücken und Gängen des lamellösen Parenchyms zahlreiche hierher gehörige Haare enthalten. Dieselben kommen meist in allen Theilen der Pflanze vor, oder sie fehlen in bestimmten einzelnen derselben, z. B. dem Rhizom und den Wurzeln von Spathiphyllum. Sie entstehen durch frühzeitiges Auswachsen einer relativ eng bleibenden Zelle der (meist einschichtigen) Lückenwände in lange schmale spitzige Arme. In den longitudinal gestreckten Lücken der Internodien, Blattstiele, Wurzeln herrschen die einfacheren Formen vor: jede Haarzelle wächst entweder nach einem oder nach zwei, selten drei der angrenzenden Gänge zu aus in je 2 gleich oder ungleich lange, sehr allmählich verjüngte spitze Arme, welche von ihrer Ursprungsstelle an genau um 180⁰ divergiren; das Haar erhält daher die Form eines spindelförmigen, mit kurzem stumpfem querem Anfang in der Seitenwand einer Lücke befestigten Körpers oder eines H mit kurzem in der Seitenwand zwischen zwei Lücken sitzendem Querstück Fig. 89. Von den vielerlei an diesem Typus vorkommenden Unregelmässigkeiten sei hier nur diese erwähnt, dass ein Arm einzelne Seitenäste treiben kann, welche hakenförmig in benachbarte Lacunen eintreten. In den kurzen, allseits communicirenden Lacunen der Blattlamina ist die Verzweigung der Haare reicher und unregelmässig, sie treiben hier strahlig nach verschiedenen Seiten divergirende Arme, die sich wiederum verästeln und viele Lacunen durchziehen können. Jede Lacune, zumal in den Stengeln und Blattstielen, wird auf diese Weise von zahlreichen Haaren durchzogen, man findet diese auf jedem Querschnitt entweder einzeln, oder zu mehreren — bis 10 und 20 — in einer Lücke, in letzterem Falle immer, ohne sich zu berühren, neben einander. Die Grösse und Derbheit der Haare ist nach Einzelfällen einigermassen verschieden; bei Spathiphyllum lancaefolium fand sie van Tieghem um so länger, schmäler und dünnwandiger, je zahlreicher sie nebeneinander vorkommen. Ihre Länge ist immer sehr beträchtlich, sie beträgt bei letztgenannter Pflanze auf $5-7^{mm}$ bei $0{,}01^{mm}$ durchschnittlicher grösster Breite.

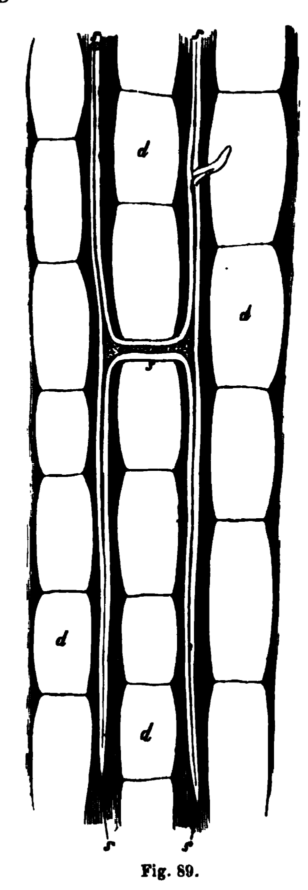


Fig. 89.

Die Membran dieser Haare ist immer farblos, ganz glatt, mehr oder minder

Fig. 89. Monstera deliciosa. Längsschnitt durch den Blattstiel. *d*, *d* Parenchym. *s—s* Haar von der Form eines H, die Hauptarme senkrecht durch die Lufträume verlaufend; rechts oben mit einem kleinen krummen Aste. Aus Sachs, Lehrb.

1) van Tieghem, Structure des Aroidées l. c. p. 187 ff.

verdickt, geschichtet, die inneren Schichten bei starker Verdickung seicht ge tüpfelt; ihr Lumen meist ununterbrochen, selten durch einige dünne Querwänd gekammert; der Inhalt meist wasserklar, mit einzelnen Körnchen und zuweile kleinen Kalkoxalat-Krystallen. Sie haben mit Sklerenchymfasern vollkommen Aehnlichkeit und sind daher als »Bastzellen« zuerst beschrieben worden.[1]

Merkwürdig genug ist das Vorkommen denen der Aroideen ganz ähnlich intercellularer Haare in Mark und Rinde der Rhizophora-Arten. Sie sind hi meist von H-Form, im Ganzen derber als bei den Aroideen, und ihre Arme li gen meist einzeln, doch auch zu 2—4 im Intercellulargang, denselben lock ausfüllend. —

Es ist einleuchtend, dass die beschriebenen vielarmigen derbwandig Haare der Nymphaeaceen, Limnanthema, Aroideen und Rhizophoren sich i Grunde den Sklerenchymfasern in jeder Beziehung anschliessen und nur dur Form und Vorkommen ausgezeichnete Specialfälle derselben darstellen, da also ihre frühere Bezeichnung als »Bastfasern« nicht unberechtigt war, we unter diesem Namen wesentlich die Sklerenchymfasern verstanden wurde Vgl. § 30.

1) Schleiden, Wiegman's Archiv 1839, Bd. I, 211. — Beiträge p. 42.

Zweiter Theil.

Die Anordnung der Gewebearten.

Erste Abtheilung.

Primäre Anordnung.

§ 54. Die verschiedenen Gewebearten gehen aus der Differenzirung des ·imären, in den Vegetationspunkten vorhandenen Meristems in einer be- immten gegenseitigen Stellung und Anordnung hervor. In sehr vielen Fällen eibt es hierbei; so in den Blättern, den meisten nicht Dicotylen und Gymno- ermen angehörigen Stämmen und Wurzeln. In anderen, zumal die letzt- nannten Gewächse betreffenden Fällen treten dagegen zu den aus dem meristem hervorgegangenen Geweben theils Neubildungen, welche aus Folge- eristemen (p. 5) entstehen, theils Veränderungen in jenen, welche eine Con- quenz der Neubildungen sind.

Die aus dem primären Meristem direct hervorgegangenen Gewebemassen ıd ihre Anordnung werden die primären genannt, zum Unterschied von n später, secundär hinzutretenden und den consecutiven, secundären ränderungen. Die Betrachtung gilt hier zunächst nur den ersteren. Es ist n allerdings a priori zu erwarten, dass die Ausbildung der primären Ge- ebemassen nicht plötzlich, sondern in bestimmter Succession erfolgt und dass : secundäre Veränderung sich an sie unmittelbar anschliessen kann, ohne ıarfe Abgrenzung beider Processe. Immerhin aber lässt sich hier in zahlreichen ›ischen Fällen eine bestimmte Grenze finden und von diesen ausgehend all- mein durchführen.

Der Gang der Darstellung in dem gegenwärtigen Abschnitt ist im allge- ›inen durch die im ersten Theile getroffenen Unterscheidungen vorgezeichnet. n den dort unterschiedenen Gewebearten ist die Epidermis selbst- rständlich hier nicht weiter zu betrachten. Ihre Anordnung ergibt sich aus m Capitel I, I; auch die streng genommen hier zu reproducirende Anord- ng einzelner Theile derselben musste dort schon dargestellt, und mag nöthigen- ls daselbst nachgelesen werden. Einzelheiten, welche auf die von ihr be- ckten Gewebe Bezug haben, werden bei der Betrachtung dieser anzu- ıren sein.

Bezüglich der anderen, in diesem Abschnitte zu behandelnden Gewebearten seien zuerst die für alle Gewebe gültigen p. 6 genannten Gruppirungsformen in Erinnerung gebracht. Hinzugefügt möge hier werden, dass eine direct an die Epidermis grenzende Gewebegruppe in Beziehung auf diese ihre Stellung als hypoderm, distincte hypoderme Schichten mit dem Substantiv Hypoderma bezeichnet werden. [1])

Die Darstellung der primären Gewebeanordnung beginnt am besten mit den Tracheen und Siebröhren, weil dieselben fast bei allen hier zu betrachtenden Pflanzen strangweise verbunden sind zu den Gefässbündeln, und diese ein scharf hervortretendes, allseits vergleichbares Gerüst bilden, an und um welche sich die ungleichnamigen Gewebe ordnen.

Capitel VIII.

Tracheen und Siebröhren.

1. Ausserhalb der Gefässbündel stehende Tracheen und Siebröhren.

§ 55. Die beiderlei genannten Organe sind, wie schon angedeutet, vorwiegend zu den Gefässbündeln vereinigt. Sie kommen aber, in manchen besondern Fällen, ausser und neben diesen auch an anderen Orten und in anderer Vertheilung vor.

Ausserhalb der Gefässbündel, in ungleichnamigem Gewebe zerstreute Tracheiden finden sich in den Stengeln und Schuppenblättern der Salicornia-Arten, den Nepenthes-Arten, der Blattbasis der Isoëten.

In dem mehrschichtigen chlorophyllreichen Parenchym der Stengelrinde der untersuchten Salicornia-Arten fand Duval-Jouve [2]), je nach den Arten cylindrische oder spindelförmige Röhren, welche durchaus den Bau lufthaltiger Tracheiden haben. Sie sind nahezu so lang, als die chlorophyllhaltige Rindenschicht dick ist, und mit ihrer Längsachse senkrecht zur Epidermis gestellt; erreichen diese jedoch nicht, sondern endigen eine Zellschicht weiter innen, nahe bei einer der sehr zahlreichen Spaltöffnungs-Lufthöhlen. Ihr anderes Ende ist dem chlorophyllfreien innern Parenchym der Rinde angesetzt, ohne ein Gefässbündel zu erreichen. Bei S. sarmentosa, patula (= S. herbacea der meisten Autoren), fruticosa sind die Tracheiden ziemlich regelmässig spindelförmig-cylindrisch, ihre völlig farblose Wand an der Seite dicht- und fein spiralfaserig verdickt, an den stumpfen Enden glatt. Bei S. Emerici fand Duval die Tracheiden spärlich und kümmerlich ausgebildet. Bei S. macrostachya sind sie unregelmässig spindelförmig, mit seitlichen, kurzen, spitzen Aussackungen und oft hakigen Enden und mit überall stark verdickter, glatter oder kaum getüpfelter Membran, an die stabförmigen Sklerenchymzellen in Proteaceen-Blättern (vgl. p. 137 und Cap. X) einigermassen erinnernd.

1) Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII.
2) Des Salicornia de l'Hérault. Bulletin de la Société bot. de France, Tom. XV, p. 140, pl.

Die ebenfalls lufterfüllten Tracheiden der Nepenthes-Arten [1]) sind ohngeähr cylindrisch, an den Enden meist wenig verschmälert, von verschiedener, edoch wohl kaum 10—20 Parenchymzellen übertreffender Länge. Ihre farblose Vand ist dicht- und zart-spiralfaserig verdickt. Sie finden sich im Stamme, in llen Theilen zerstreut, in grosser Menge innerhalb des Parenchyms, des- leichen in Blattstiel und Lamina, in den Kannen 2—3 Zellschichten unter der ussenfläche. Mit den Gefässbündeln stehen sie nirgends in Continuität. Im tamme sind sie sämmtlich der Längsachse dieses parallel gestellt, im Blatte, venigstens in der Wand des kannenförmigen Abschnitts, unregelmässig nach erschiedenen Seiten gerichtet.

In der Blattbasis der Isoëten [2]) finden sich Reihen kurzer Spiralfaser- racheiden, von der Form derjenigen des Holzkörpers im Stamme derselben flanzen, an dem von Braun Glossopodium genannten dichten Parenchymkörper er Insertionsstelle der häutigen Lingula. Sie gehen von dem obern und untern ande dieses Körpers ziemlich horizontal nach der Innenfläche der Blattbasis; ie der obern Seite gegen die hintere Wand, ie der untern gegen den häutigen lippenför- igen untern Rand der Grube, in welcher die ingula sitzt. Mit dem Gefässbündel des Blat- s stehen sie nicht in Zusammenhang.

§ 56. Eine zusammenhängende Schicht n luftführenden Tracheiden bedeckt, als ülle, Velamen, die Luftwurzeln der epi- ytischen Orchideen, welchen sich in dieser ziehung die einiger anderer Pflanzen, zumal oideen anschliessen.

Die Tracheidenhülle der Orchideenwur- ln geht hervor aus der Dermatogenschicht, elche sich nach Treub [3]) bei Vanilla und anhopea dicht hinter dem Vegetationspunkt s einer gemeinsamen Initialgruppe für Haube d Wurzelkörper differenzirt; ein Verhalten, elches ich bei Vanda furva fand, während i Oncidium spec. (Fig. 90, 91), die Derma- genschicht distinct zwischen Periblem und lyptrogen um den Vegetationspunkt herum- ht. Die an das Dermatogen innen angren- nde einfache Zellenlage des Periblem wird

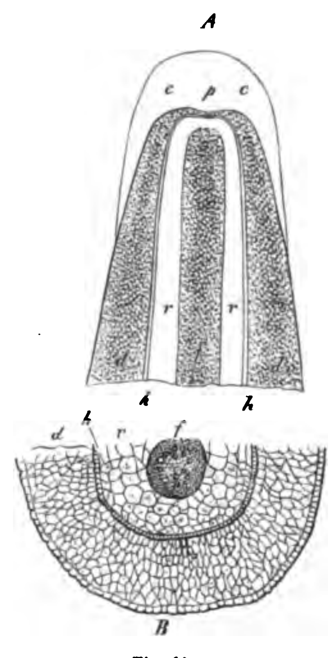


Fig. 90.

Fig. 90. Oncidium spec. Luftwurzel, schwach vergr. *A* axiler Längsschnitt durch die tze. *c*—*c* Haube, *p* eingesenkte Mitte des Vegetationspunktes, *d* Tracheiden-Hülle, *h* En- lermis, *f* Gefässbündel, *r* Rindenparenchym. — *B* Querschnitt durch ein erwachsenes ck. Buchstabenbedeutung wie in *A*.

---

1) Korthals, Verhandelingen over de Naturl. Geschied. d. Nederl. overzee. bezittingen; anie, p. 1. — Vgl. auch Unger, Grundlinien, p. 11. —

2) Mettenius, Linnaea 1847, p. 272. — Hofmeister, Beitr. p. 151. — A. Braun, Isoëten Ins. Sardinien. Berliner Acad. Monatsber. 1868, p. 571.

3) l. c., vgl. S. 10.

zur Endodermis (*h*), welche aus Längsreihen von abwechselnden gestreckte[n] und kurzen Zellen besteht (Vgl. p. 129).

Die anfänglich, d. h. da wo die Wurzel aus der Wurzelhaube vortritt, vor- handene, allerdings sehr zarte Cuticula fehlt über der fertigen Aussenfläche oder ist wenigstens nicht als zusammenhängende Haut nachweisbar.

Die Tracheidenhülle bleibt selten einschichtig (Vanilla planifolia, aphyll[a], Sarcopodium Lobbii, Cirrhopetalum Wallichii); in den meisten Fällen wir[d] sie durch die entsprechenden, hinter dem Vegetationspunkt beginnende[n]

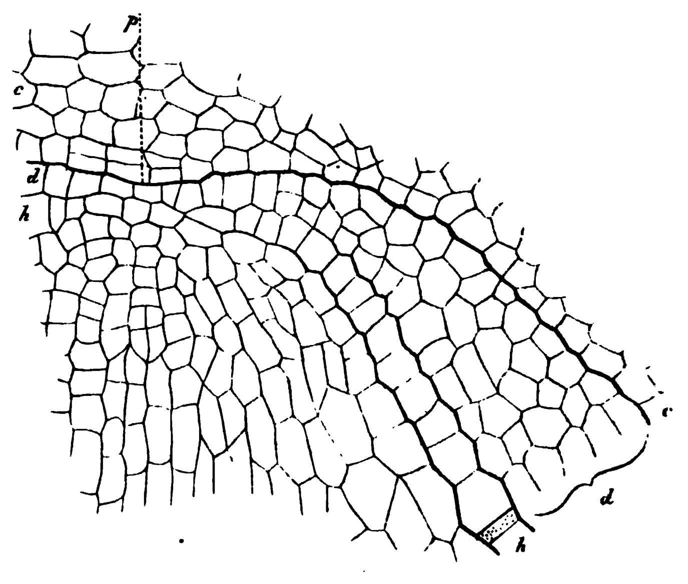


Fig. 91.

Theilungen mehrschichtig, je nach Species 2, 3, 6, 18 (Cyrtopodium sp.) Lagen dick. Alle ihre Elemente sind untereinander lückenlos verbunden (vg[l]. Fig. 90, 91, *d*). Die einzelnen Tracheiden sind ohngefähr isodiametrisch o[der] wenig, und der Wurzel gleichsinnig längsgestreckt. Ihre Membranen sind i[n] den meisten Fällen farblos, die Oberfläche der lufthaltigen Schicht sieht d[a]her glänzend weiss aus. In Wasser, welches sie rasch einsaugt, wird [die] Schicht durchsichtig, lässt daher das grüne Rindenparenchym durchscheinen. Eine andere Ursache grüner Färbung ist bei alten Wurzeln (Vanda furva, Ae- selia africana, nach Leitgeb) zuweilen der Eintritt kleiner grüner Algenzellen ins Innere der Tracheiden. Im Alter wird ferner bei manchen Arten Angræ- cum subulatum, Cymbidium ensifolium, Zygopetalum Mackai nach Leitgeb, auc[h] Vanda furva), die lufthaltige Schicht ganz oder bis auf ihre innerste Lage ab- geworfen, was gleichfalls ein deutlicheres Sichtbarwerden der grünen Farb[e] des Rindenparenchyms zur Folge hat.

Fig. 91. Medianer Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Wurzel derselben Or[chi]dium wie Fig. 90. Buchstabenbedeutung wie in dieser (375).

Braune Färbung der Luftwurzeln in Folge von Bräunung der Tracheidenmembranen findet sich bei Eria stellata; bei Trichotosia ferox sind die Tracheiden der vierschichtigen Hülle mit einer rothbraunen Masse erfüllt, welche der Wurzel eine rothbraune Farbe gibt; theilweise gilt das Gleiche von Cymbidium marginatum. Grössere oder kleinere Klumpen einer locker zusammenhängenden schwarzbraunen Substanz fand Leitgeb in vielen Fällen zumal in der innersten Zellschicht; in besonders grosser Menge bei Renanthera coccinea. Eine circumscripte Bräunung zeigen nach Leitgeb immer diejenigen Wände, welche die kurzen, zartwandigen Endodermzellen bedecken.

Mit Ausnahme dieser letztgenannten Fälle ist immer nur Luft, beziehungsweise von aussen eingetretenes Wasser in den Tracheiden enthalten; Protoplasma und Zellkern schwinden bei ihrer Ausbildung nahe dem Vegetationspunkt vollständig.

Die Wände der Tracheiden sind mit ihrer Differenzirung in je nach dem Einzelfall verschiedenem Grade verholzt, gleich denen anderer trachealer Organe. Bezüglich ihrer Verdickungsform zeigen sich die grössten Verschiedenheiten nicht nur der einzelnen, oft nahe verwandten Pflanzenarten unter einander, sondern auch der einzelnen Schichten derselben Wurzel und der einzelnen Wände einer und derselben Tracheide. In den meisten Fällen sind die Wände durch Spiralfasern verdickt, die bei einigen Pflanzen vollkommen parallel laufen (Sarcanthus rostratus, Gongora Jaenischii, Brassia maculata, Cattleya Mossiae), oder zwischen sich Spalten frei lassen (Oncidium pulvinatum, flexuosum, sanguineum), oder grössere Maschen bilden (Epidendron elongatum, Brassia caudata), in anderen Fällen aber zu bandförmigen Gruppen geordnet sind (Cyrtochilum bictoniense). Je nachdem diese Fasern sehr enge aneinanderliegen (Oncidium flexuosum, sanguineum, Cymbidium ensifolium) oder weiter von einander entfernt sind (Maxillaria tricolor, Camaridium ochroleucum), werden auch die durch sie gebildeten Spalten und Maschen kleiner oder grösser. Da ferner in vielen Fällen die Fasern zweier aneinanderliegender Wände sich kreuzen, so erscheinen auch die übereinanderliegenden Spalten und Maschen gekreuzt. Nicht selten verlaufen die Spiralfasern, die in den meisten Fällen schief über die Wand, öfters aber (an Querschnitten) radiär gestellt erscheinen, ohne alle Regelmässigkeit, sind dann aber spärlich vertheilt und verzweigen sich mehrfach, um dann entweder selbständig ihren Verlauf fortzusetzen oder sich später wieder zu breiteren Bändern zu vereinigen (Renanthera matutina, Phalaenopsis grandiflora, Saccolabium Blumei). In anderen Fällen verschwindet die spiralfaserige Verdickung gänzlich und es zeigen sich nur gesondert stehende Spalten, die dann noch in Spirallinien gelagert sind (Angraecum subulatum, äusserste Schicht); aber auch diese spiralige Anordnung verschwindet nicht selten und wir finden eine rein netzmaschige Verdickung (Dendrocolla teres, Sobralia decora, Vanda furva). In einigen, wiewohl seltneren Fällen sind die Wände wieder ganz gleichmässig verdickt und lassen nur mehr oder minder zahlreiche Tüpfel wahrnehmen (Angraecum subulatum, zweite Schicht), öfters sind die Verdickungsschichten nur an den Kanten ausgebildet (Sarcopodium Lobbii, Cirrhopetalum Wallichii) oder es entbehren die Wände jeglicher Verdickung und sind vollkommen dünnwandig (Trichotosia ferox; Angraecum subulatum, dritte Schicht. Leitgeb).

Diese Beispiele mögen unter Hinweisung auf die weiteren Einzelbeschreibungen und Abbildungen bei Oudemans und Leitgeb die in den Details herrschende Mannichfaltigkeit zeigen. Das von der dreischichtigen Hülle von Angraecum subulatum Gesagte zeigt zugleich die öfters vorkommende Verschiedenheit der Verdickungsform in successiven Schichten. Innerhalb der auch hier zahlreichen differenten Verhältnisse gilt die Regel, dass sowohl bei ein- als bei mehrschichtigen Formen mindestens die Aussenfläche und die Innenfläche durch besondere Membranverdickung ausgezeichnet sind.

An denjenigen Stellen, wo die Spiral- oder Netzfasern spaltenförmig weit auseinander weichen, sind die faserfreien Wandflächen nicht selten durchlöchert[1]), und zwar sowohl an der freien Aussenfläche als im Innern der Hülle; in letzterem Falle also die Tracheiden, streng genommen, zu Gefässen vereinigt. Bei mehrschichtiger Hülle sind die Elemente der äussersten Schicht öfters zu Papillen oder schlauchförmigen Haaren ausgewachsen, eine Erscheinung, welche auch bei einschichtiger Hülle vorkommt. Die Haarbildung betrifft in den bekannten Fällen nicht alle Elemente der Oberfläche. Sie kommt vor, theils an frei in die Luft ragenden Wurzeln, was Leitgeb bei 17 Arten aus verschiedenen Genera fand (bei Eria stellata fehlt der sonst dichte Haarfilz gänzlich, wenn die Wurzeln in Moos oder Erde wachsen); theils tritt die Haarbildung nur ein, wo die wachsende Wurzel einen festen (feuchten) Körper berührt: Epidendron elongatum, Stanhopea-Arten, Oncidium sphacelatum, flexuosum, Maxillaria Harrisoniae. Die Haare legen sich dem berührenden Körper fest an, nicht selten unter erheblicher Verbreiterung, selbst handförmiger Verzweigung ihres freien Endes. Membran und Inhalt der Haare sind denen der übrigen Wurzelhülle der Species gleich. Die Membran trennt sich leicht in spiralige Bänder; sie wird bei manchen Arten (z. B. Vanda furva, Sobralia decora) leicht zerstört und hierdurch entsteht ein Theil der Löcher in der Aussenfläche.

Die Tracheiden der innersten Schicht sind ihrer Hauptmasse nach immer mehr längsgestreckt als die übrigen; dabei entweder ringsum im Wesentlichen von gleicher Gestalt und Structur, oder durch Besonderheiten da ausgezeichnet wo sie die dünnwandigen Endodermiszellen bedecken. Was die Besonderheiten der Gestalt betrifft, so stellen sie an den bezeichneten Orten in die übrige Hülle gleichsam eingesetzte, ein-, zwei- bis dreischichtige Gruppen kleinerer flacherer Elemente dar. Was die Structur betrifft, so ist häufig die specielle Form ihrer Wandverdickung von der Umgebung verschieden, jedoch innerhalb der für dieselbe oben angegebenen Regeln; die nach Leitgeb constante, von mir jedoch bei Vanda furva, Oncidium sphegiferum, Acropera Loddigesii vermisste Braunfärbung der Grenzwände wurde schon erwähnt. Eigenartige Verdickungen finden sich an den bezeichneten Stellen in einzelnen Fällen: bei Trigonidium Egertonianum eine starke, geschichtete, wenig ins Innere der Zelle vorspringende Anschwellung jeder an die dünnwandige Endodermzelle grenzenden Wandpartie; bei den Sobralien ebendaselbst eine stark vorspringende fast kugelige, geschichtete Anschwellung von dunkelbrauner Farbe. Die Zellen der innersten Hüllenschicht sind bei letztgenannten Pflanzen überall im Wesentlichen gleich gestaltet, über einer dünnwandigen Endodermzelle liegt ihre

1) v. Mohl, Verm. Schriften p. 322. (Epidendron elongatum).

eine oder stossen zwei oder drei zusammen; da jede der angrenzenden Zellen eine Wandanschwellung hat, so liegen 1—3 der letzteren über einer dünnwandigen Zelle.

Eine aus dem Dermatogen hervorgegangene Tracheidenhülle, welche derjenigen der Orchideen in allen wesentlichen Punkten gleich ist, haben die Luftwurzeln mancher epiphytischer Aroideen. Bei Anthurium acaule, egregium, crassinervium, intermedium sind die Tracheiden mit Spiral- oder Netzfasern versehen, die Hülle 4—5 Schichten stark. Bei anderen Anthurium-Arten sind 2 bis mehrere, bei Homalonema caerulescens sogar 6 Schichten vorhanden, die Wände der Tracheiden aber glatt und zart. Eine einschichtige Hülle aus zart- und glattwandigen Elementen findet sich bei Anth. violaceum, Philodendron pedatum und anderen Aroideen und ferner bei den Luftwurzeln von Hartwegia comosa Nees (Chlorophytum Sternbergianum Steud.) und Hoya carnosa. Man kann in den letzteren Fällen die (oft zu Haaren oder Papillen auswachsenden) lufthaltigen Elemente allerdings ebensogut oder vielleicht besser vertrocknete Zellen als Tracheiden nennen; sie sind jedoch hier, als unvollkommene Formen, den Tracheidenhüllen um so mehr anzuschliessen, als bei den Wurzeln, an welchen sie vorkommen, gleichwie bei sämmtlichen anderen hier angeführten eine wie bei den Orchideen gebaute Endodermis an der Innenseite der lufthaltigen Hülle liegt.

Die gegebene Darstellung der lufthaltigen Wurzelhüllen gründet sich ausser den schon citirten Arbeiten auf die Untersuchungen von Oudemans: Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen, Abhandl. d. K. Acad. z. Amsterdam, Math. phys. Klasse IX, 1861, und besonders Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen, Denkschr. d. Wiener Acad. Math. naturw. Classe Bd. 24, p. 179 (1864); — Ueber kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen, Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. 49; — Ueber Hartwegia comosa etc., ibid. Bd. 49, p. 138; — und Nicolai, das Wachsthum der Wurzel, Schr. d. Physik. Gesellsch. z. Königsberg VII (1865), p. 66. Die auffallende weisse, »pergamentartige« Haut der Orchideen war seit Link (Elem. philosoph. bot. Ed. I (1824), p. 395) bekannt, durch Meyen (Phytotomie, p. 163. Physiologie p. 47), Mohl, Unger (Anatomie u. Physiol. p. 194) für Orchideen, von Schleiden (Grundzüge, Ed. 3. p. 284) für diese und Aroideen vielfach untersucht, eine klare Einsicht in den Sachverhalt aber darum nicht vorhanden, weil nach Meyen und Schleiden die Endodermis für die Epidermis (ihre kurzen Zellen von Schleiden für Spaltöffnungen) gehalten wurden. Schacht (Lehrb. I, 258) und Oudemans hielten nur die einfache, resp. äusserste lufthaltige Schicht für die Epidermis, die inneren Lagen für ein hypodermes »intermediäres« Gewebe. Die Angaben von Chatin, Anatomie des plantes aëriennes de l' ordre des Orchidées. Mém. Soc. de Cherbourg, Vol. IV, 1856, und von Fockens, Ueber die Luftwurzeln etc. Diss. Göttingen 1857, sind, soweit sie von Mitgetheiltem abweichen, durch Leitgeb und Oudemans berichtigt.

§ 57. Siebröhren kommen ausserhalb der Gefässbündel in verhältnissmässig zahlreichen Dicotyledonen- und einigen Monocotyledonen-Stengeln vor, kleine Gruppen, resp. Bündel bildend, welche die Theile der Länge nach durchziehen und in den Knoten sowohl miteinander als mit den Siebröhren der Gefässbündel anastomosiren. Die Röhren sind immer begleitet von denselben Zarten, längsgestreckten Zellen wie in den Gefässbündeln — bei deren Betrachtung sie beschrieben werden sollen, — manchmal auch von Sklerenchymfasern oder Milchröhren.

Viele Dicotyledonen haben Siebröhrenbündel in der Peripherie des Markes, nahe dem Gefässbündelring, manche Melastomaceen auch im Marke

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert. dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1]

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2] (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele. aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3] in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

---

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf. [1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio [3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt. [1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes [2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium [3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm. [4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strych Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogl zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genäh dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen ste die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und v seitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukom und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an di Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufe Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) N tiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campa cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rap culoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren be teten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manc Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, H racium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei chorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel n bei den Gefässbündeln auf. [1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparench sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengel (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Inn seite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den (fässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhr bündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis ange benen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in vi aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerench faserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in e Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen l zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führen Bündelchen, welche Sanio [3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epider stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von weni (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkre durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen h zontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbün rudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchzie als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233 — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Stryc Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den so zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr gen dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen st die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und seitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukon und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an d Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufe Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) I tiana-, Datura-, Gestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campa cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, ra culoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren be teten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei man Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, racium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Be chorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel bei den Gefässbündeln auf.[1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenc sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stenge (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Inr seite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den fässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefort der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhr bündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis ange benen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in vi aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerench faserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in e Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen h zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führend Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epiderm stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenig (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrec durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen hor zontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbünde rudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her di Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen vo Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehe als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mi

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 186
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

[illegible] blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel [illegible] Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer [illegible] Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge [illegible].

[illegible] Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den [illegible] sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem [illegible] theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der [illegible], der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach [illegible] Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Be[illegible] des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt [illegible] die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt [illegible] und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, [illegible] im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die [illegible] gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln [illegible] und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl par[illegible] im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 [illegible] ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen [illegible] Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den [illegible] Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum [illegible][3] verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin con[illegible] und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den [illegible] Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu [illegible] breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren [illegible] sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu ver[illegible]. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie [illegible] da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, je[illegible] mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, [illegible] sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1. Nägeli, Beitr. I.

2. Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3. Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 253. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4. v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4. p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Gestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1]

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2] (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3] in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

---

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf. [1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt. [1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes [2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium [3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm. [4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

---

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert. dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf. [1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio [3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt. [1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes [2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium [3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm. [4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf. [1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln [2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio [3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

---

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

---

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt. [1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes [2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium [3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm. [4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert. dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf. [1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2] (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele. aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt. [1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes [2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium [3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm. [4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt.[1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes[2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium[3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm.[4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos. Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert. dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf.[1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2] (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 18[illegible]
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt. [1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes [2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium [3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm. [4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

---

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 258. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233 — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

ihrem Verlaufe in solche, welche immer in dem Stamme bleiben und mit diesem acropetal fortwachsen, sei es, dass sie mit den Bündeln der Blätter in keinem direkten Zusammenhang stehen oder dass sich diese seitlich an sie ansetzen: stammeigene, nur dem Stamm angehörende Bündel; und in andere, Blatt und Stamm gemeinsame, welche eine Strecke weit im Stamme verlaufen und dann in ein Blatt austreten, also ein Stück weit dem Stamme, ein anderes dem Blatte angehören.

Ein Stengel kann nur stammeigene oder nur gemeinsame oder beiderlei Stränge enthalten.

Die räumliche Richtung des Strangverlaufs folgt im Allgemeinen der Längsachse des Stengels; in geradezu querer Richtung findet derselbe nur in Knoten und bei einzelnen unbedeutenden Verbindungsästchen statt. Innerhalb dieser im allgemeinen longitudinalen Bahn ist die Richtung in der Ebene der gerade gedachten Oberfläche und der des radialen senkrechten Längsschnitts eine verschiedene, ein Strang kann in Beziehung zu beiden senkrecht oder schief, also radial-senkrecht und radial-schief, tangential-senkrecht und tangential-schief verlaufen. Durch Combination dieser Verhältnisse kann bogige, S-förmige, schraubenlinige Richtung zu Stande kommen.

Ein Strang kann, nachdem er eine Strecke durchzogen hat, mit einem andern sich zu einem verbinden. Man unterscheidet hiernach getrenntläufige, resp. eigenläufige, und vereintläufige Stränge.

Gemeinsame Stränge steigen eine Strecke weit in acropetaler Richtung durch den Stengel und biegen dann in einem Knoten aus, um in ein an diesem inserirtes Blatt zu treten. Ihr Verlauf in dem Stengel tritt am klarsten hervor, wenn man sie von ihrer Austrittsstelle an in basipetaler Richtung, also nach abwärts verfolgt. Die Bezeichnung des Verlaufes nach dieser Richtung ist auch in sofern die den Thatsachen am besten entsprechende, als wenigstens in den meisten Fällen die Ausbildung der gemeinsamen Stränge an der Austrittsstelle beginnt und einerseits blattwärts, andrerseits im Stengel abwärts fortschreitet.

Von der Austrittsstelle im Knoten an abwärts läuft der gemeinsame Strang durch eine Anzahl von Internodien, um sich dann an einen anderen, meist an einen tiefer unten austretenden gemeinsamen Strang anzusetzen und mit diesem zu vereinigen. Der Ansatz erfolgt in den meisten Fällen wiederum in oder dicht bei einem Knoten.

Die gemeinsamen Stränge stellen hiernach innerhalb des Stengels die anatomisch nachweisbare Spur der zugehörigen Blätter dar, sie heissen daher Blattspurstränge, die Gesammtheit der zu einem Blatte gehörigen bilden die Spur, oder die innere Spur dieses. [1])

Die Zahl der Stränge einer Blattspur ist für jede Stengelregion jeder Species innerhalb enger Schwankungsgrenzen beständig; je nach Region und Art dagegen sehr verschieden, zwischen 1 und zum Theil sehr hohen Ziffern wechselnd; die Blattspur also im Allgemeinen einsträngig bis vielsträngig.

Eine mehrsträngige Blattspur kann über einen verschieden grossen Theil

---

1) Hanstein, l. c.

des Querschnitts, resp. des Umfanges des Stengels vertheilt sein, oder, wie Nägeli dieses Verhältniss nennt, verschiedene Weite haben. Letztere beträgt z. B. $^1/_{10}$, $^1/_2$, $^1/_1$ des Stengelumfangs. Einsträngige oder enge mehrsträngige Spuren werden in der Regel in basipetaler Richtung schmäler, resp. enger; weite mehrsträngige nehmen häufig in derselben Richtung an Weite zu, so dass eine untere von der senkrecht obern umfasst wird.

Die Zahl der Internodien, welche ein Spurstrang und eine ganze Spur bis zu der Ansatzstelle durchzieht, ist für jeden nach Species und Region bestimmten Einzelfall innerhalb enger Schwankungsgrenzen beständig, nach den verschiedenen Einzelfällen wiederum nicht minder mannichfaltig als die oben genannten Verhältnisse.

Der einzelne Spurstrang bleibt während seines Abwärtslaufes ungetheilt oder kann sich in 2 bis mehrere Schenkel spalten. Die Stränge einer mehrsträngigen Spur sowohl wie successiver Spuren können nebeneinander, nebenläufig absteigen, oder sie werden von einander getrennt durch andere, zwischen sie tretende, sich mit ihnen verschränkende Stränge, mit diesen also verschränktläufig.

Nach dem Gesagten ist einleuchtend, dass, wo Blattspurstränge vorhanden sind, eine bestimmte Beziehung besteht zwischen der Anordnung der Blätter in der Peripherie und der Spurstränge im Innern des Stengels. Wären alle Blattspuren getrennt, nebenläufig und senkrecht gestellt, so würde die Anordnung derselben im Querschnitt eines Internodiums genau der Horizontalprojection der Anordnung derjenigen Blätter entsprechen, deren Spuren durch das Internodium absteigen[1]. Dies kann zutreffen; in den meisten Fällen wird jedoch die directe Beziehung zwischen beiderlei Anordnung durch die schiefen Richtungen, Verschränkungen, Spaltungen und Vereintläufigkeiten verwischt oder aufgehoben.

Die innerhalb der angegebenen allgemeinen Regeln überaus mannichfaltigen speciellen Erscheinungen der Bündelvertheilung im Stamme sind zum kleinern Theile als directe Consequenzen von Anpassungen zu erkennen. Die meisten treten auf als anatomische Charaktere (p. 27) der im System unterschiedenen Gruppen verschiedener Ordnung, innerhalb derjenigen höherer Ordnungen im Einzelnen ebenso reichlich variirt wie die äussere Gliederung der einzelnen Arten; ihre Differenzen mit denen der letzteren, wie a priori zu erwarten, häufig in naher Correlation stehend, aber auch hiervon nicht selten unerwartete Abweichungen zeigend.

Auf Grund dieser derzeit vorliegenden Erfahrungen wird die nachstehende Uebersicht der Einzelerscheinungen am besten in erster Linie nach den Haupt-Abtheilungen des Systems getroffen und innerhalb dieser nach den Erscheinungen des Bündelverlaufes selbst. In wieweit sich innerhalb erstgenannter Haupt-Typen für einzelne Familien, Genera oder für bestimmte Anpassungskategorien allgemeinere Regeln aufstellen lassen, wird theils aus der Darstellung der Einzelfälle ersichtlich, theils muss die Entscheidung darüber ferneren Untersuchungen vorbehalten bleiben, weil für viele Familen, zumal der Phane-

1 Vgl. Karsten, Veget. Org. d. Palmen, Abhandl. d. Berlin. Acad. 1847, p. 208.

rogamen, der Bündelverlauf erst an einzelnen Beispielen oder noch gar nicht näher untersucht ist.

I. Dicotyledonen-Typus.

§ 61. Mit diesem Namen wird der Bündelverlauf bezeichnet, welcher für den Stamm der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Dicotyledonen charakteristisch ist; ferner für die untersuchten Coniferen, die Gnetaceen mit Ausnahme von Welwitschia. Von Monocotyledonen schliessen sich manche Dioscoreen, von Farngewächsen die Equiseten und Osmundaceen hier an, sie sollen jedoch erst in den betreffenden späteren Abschnitten betrachtet werden.

Alle primären Bündel dieses Typus sind gemeinsame Blattspurstränge. Sie treten im Knoten bogig in den Stamm ein und laufen von jenem aus radial senkrecht in diesem abwärts, alle annähernd gleichweit von der Mitte und der Oberfläche des Stammes entfernt bleibend. Einsträngige Blattspuren laufen immer, mehrsträngige meistens durch mehr als ein Internodium abwärts. Die Anlegung der Stränge an tiefer austretende findet der Regel nach in den Knoten oder in deren nächster Nähe statt und zwar derart, dass sie sich hier einseitig-sympodial (Fig. 92) oder mittelst an beiderseits benachbarte tretender Schenkel netzförmig verbinden (z. B. Fig. 108).

Aus diesem Verlaufe der Bündel folgt der charakteristische, gröbere, primäre Bau des typischen Stammes der hierher gehörigen Pflanzen. Die Bündel sind im Querschnitt in eine unterbrochene Ringreihe geordnet, den Gefässbündel-Ring oder -Kreis. Das ungleichnamige, — grösstentheils parenchymatische — Gewebe, in welches sie eingesetzt sind, sondert sich in einen axilen, den Ring ausfüllenden cylindrischen oder prismatischen Körper: Mark, medulla, einen den Ring aussen umgebenden, von der Epidermis bedeckten Mantel: Aussenrinde, und die von dieser zum Marke gehenden, im Querschnitt radial verlaufenden, zwischen den Bündeln liegenden Streifen: primäre Markverbindungen oder primäre Markstrahlen. Die Gestalt und Zahl der letztern bestimmt sich für jeden Einzelfall in erster Linie nach den oben besprochenen allgemeinen Regeln der Strangzahl und des Verlaufes der Blattspuren; die Gestalt ferner nach der relativen Breite der Gefässbündel.

In Nachstehendem seien, grösstentheils nach Nägeli's grundlegenden Untersuchungen, die hauptsächlichsten bekannten Specialfälle angegeben und die vorangestellten allgemeinen Regeln an einigen Beispielen ausführlicher erläutert.

a. Dicotyledonen.

I. Hypocotyles Glied. Bei den meisten darauf untersuchten Arten treten in das hypocotyle Glied von jedem Cotyledon her zwei Spurstränge ein, welche sich meist schon am Grunde des Cotyledon zu dessen Mittelnerv vereinigen (z. B. Plantago, Urtica, Mercurialis, Antirrhinum, Impatiens, Tropaeolum, Vitis, Lupinus, Lathyrus etc.[1]). Bei Phaseolus sind beide Stränge bald getrennt, bald in einen verschmolzen. Bei manchen Pflanzen ist

[1]) Nägeli, l. c. p. 61. Lestiboudois, Phyllotaxie anatomique. Ann. sc. nat. 3e Sér. Tom. X, p. 19.

die Blattspur der Cotyledonen nur einsträngig (z. B. Papaver orientale, Lepidium sativum, Spergula arvensis, Silene[1]), Portulaca oleracea u. a. m.), möglicher Weise jedoch auch hier manchmal aus je 2 sehr früh verschmelzenden Strängen entstanden. Bei Cucumis sativus und Melo treten 4, bei Mirabilis Jalapa 5 Stränge in den Cotyledon, bei Ricinus communis 4 oder 5. Von dem Cotyledonarknoten aus laufen die Stränge senkrecht abwärts, um sich am Grunde des hypocotylen Gliedes zum Wurzelstrang zu vereinigen. Die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen bleiben in diesem Verlaufe getrennt und ungetheilt. Die doppelsträngigen verhalten sich ungleich. Entweder nähern sich beide Stränge einer Spur und vereinigen sich schliesslich zu einem einzigen. Oder es verschmelzen die ungleichnamigen Stränge beider Spuren, der rechte der einen mit dem linken der andern. Der Querschnitt zeigt im erstern Fall 2 Stränge, deren Stellung der der Cotyledonen entspricht (Lupinus luteus, Lathyrus Aphaca, Urtica Dodartii); im zweiten Falle 2 mit den Cotyledonen alternirende Stränge (z. B. Antirrhinum majus, Tropaeolum majus, Impatiens Balsamina, Vitis vinifera). Die 4strängigen Spuren der Cotyledonen bei Cucumis sind an ihrem Rande vereintläufig, indem die ungleichnamigen seitlichen Stränge mit einander verschmelzen — der Querschnitt des hypocotylen Gliedes zeigt daher 6 Stränge, 4 eigenläufige und 2 vereintläufige; die beiden letzteren trennen sich gegen die Basis zu wieder in 2 Schenkel und vereinigen sich mit den 4 ersteren. Die 8, 9 oder 10 Stränge, welche in die Cotyledonen eintreten, vereinigen sich bei Ricinus in 4, bei Mirabilis in 2.

Die von nächstoberen Blättern herabkommenden Stränge setzen sich im Cotyledonarknoten denen der Cotyledonen an oder laufen in das hypocotyle Glied hinab um sich erst hier mit jenen zu vereinigen; letzteres z. B. bei Lupinus, Phaseolus (s. unten, sub 4).

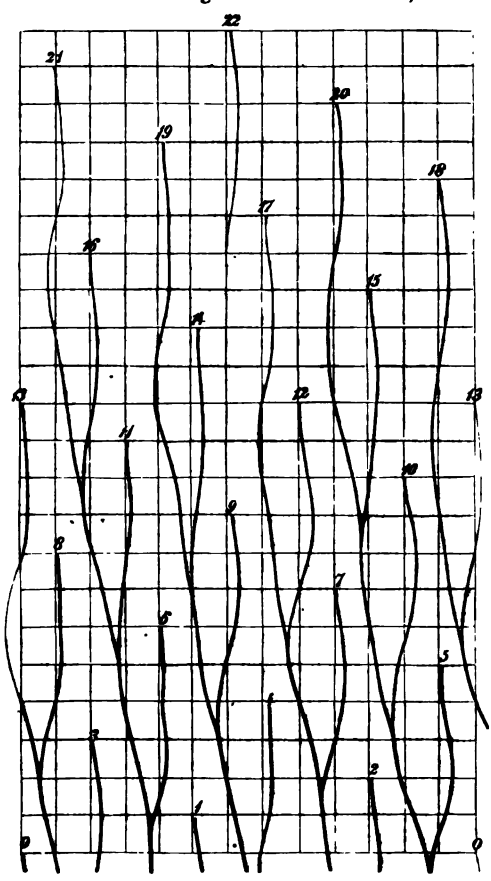


Fig. 92.

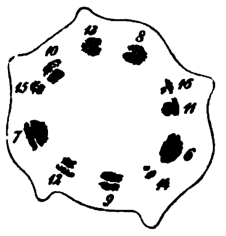


Fig. 93.

II. Laubregion.

1. Blätter schraubenständig. Blattspur einsträngig. »Die Blattstränge steigen durch zahlreiche Internodien nach unten und vereinigen sich gewöhnlich mit denen bestimmter unterer Blätter, so dass der Querschnitt

Fig. 92, 93. Iberis amara, nach Nägeli. Fig. 92 Schema des Strangverlaufes in dem jungen Laubspross; der Bündelring in die Verticalebene ausgebreitet. Die Ziffern bezeichnen

[1] Rohrbach, Monogr. d. Gattung Silene, p. 22.

die Spuren in gewisser spiraliger Folge zeigt, die mit der Blattspirale nicht identisch, aber doch verwandt ist.«

Iberis amara (Fig. 92, 93), Laubsprosse. Die Blattstellung in der Terminalknospe ist $^5/_{13}$. Jeder Strang geht durch 10 oder 11, seltener 12 Internodien nach unten und legt sich daselbst an den des fünftunteren Blattes an. Dabei beschreibt er die Form eines langgezogenen 2, indem er zuerst nach der Aufsteigeseite der Blattspirale, dann nach der Absteigeseite zu in tangentialer Richtung von der Verticalen abweicht. Die Stränge sind also durch 5, 6 oder 7 Internodien eigenläufig; durch ihre Vereinigungen entstehen 5 den ganzen Spross durchziehende sympodiale Stränge, welche durch 65 Internodien einen Umlauf vollenden und an denen die eigenläufigen als einseitige Abzweigungen erscheinen. Der schiefe Verlauf der Blattspuren ist mit der Blattspirale antidrom, d. h. wenn diese rechtswendig ist, steigen die Stränge nach links empor. Zwischen den Blattspuren treten später vom 14.—18. gefässführenden Internodium an, schiefe Verbindungsstränge auf.

Hierher ferner Arabis albida, Jasminum fruticans, Sarothamnus scoparius, vgl. Nägeli, Hanstein l. c.

2. Blätter schraubenständig. Blattspur mehrsträngig, höchstens mit der fünftuntern verschränktläufig. Mehrere (3 oder 5) Stränge gehen von einem Blatte durch den Stengel und vereinigen sich früher oder später miteinander. Sie sind mit der fünften oder einer noch ferneren Blattspur verschränktläufig.

Lepidium sativum. Die Cotyledonen und die darauf folgenden, fast opponirten 2 Primordialblätter haben einsträngige Spuren. Von den folgenden, sammt und sonders spiralig geordneten Blättern erhalten wenige der nächsten 3 Stränge, einen starken Medianstrang und 2 schwache seitliche, welche sich sogleich nach ihrem Eintritt in den Stengel vereinigen. Bei allen weiteren Blättern ist dieser Medianstrang in 3 getheilt. Die Uebergangsstelle zwischen Stengel und Blatt zeigt 5 Stränge, von denen der mediane zuerst, die beiden randständigen zuletzt entstanden sind. Die 3 mittleren sind etwas stärker und vereinigen sich nach oben zum Mittelstrang des Blattes. Nach unten treten sie aus einander und es vereinigen sich die 2 schwächeren Randstränge mit ihnen, so dass die Blattspur nun dreisträngig durch den Stengel hinabsteigt. Zuweilen verschmilzt nur der eine Randstrang, zuweilen keiner von beiden. Die hiernach 3, oder 4 oder 5 Stränge einer Spur verlaufen selten unverändert durch den Stengel; durch stellenweise Spaltungen und Wiedervereinigungen wechselt das Aussehen einer Spur, so jedoch, dass sie zunächst (bei einer Weite von $^1/_8$ bis $^1/_9$ des Stengelumfangs) 3—5strängig bleibt, bis sie zuletzt 2- und 1strängig wird. Man kann die Blattspur durch 6—8 Internodien verfolgen, weiter abwärts erkennt man aber nicht mehr sicher, wie viel jedem Blatt angehört. Innerhalb der ersten 5 Internodien ist eine Kreuzung und Vereinigung mit unteren Blattspuren nicht beobachtet. — Hierher ferner Impatiens Balsamina und Scopolina atropoides (Nägeli).

3. Blätter schraubenständig. Blattspur fünfsträngig, mit der dritten und fünften verschränktläufig. Cocculus laurifolius. Nägeli.

4. Blätter schraubenständig. Blattspur dreisträngig, mit der zweiten und dritten verschränktläufig.

Lupinus Lehmanni Hort. und L. luteus L. (Fig. 94, 95). An dem Keimpflänzchen alternirt mit den beiden Cotyledonen ein Paar opponirte Primordial- oder erste Laubblätter. Mit diesen alternirend und somit vor den Cotyledonen steht das 2te Paar von Laubblättern, von denen das eine etwas tiefer inserirt ist und sich früher entwickelt als das andere. Die beiden Blätter des 3ten Paares befinden sich nicht blos in ungleicher Höhe, sondern zeigen auch deutlich eine horizontale Abweichung von der opponirten Stellung. Das 4te Paar hält die Mitte zwischen opponirter und spiraliger Anordnung; alle folgenden Blätter sind schraubenständig.

Jeder Cotyledon hat eine 2strängige Blattspur (*a*, *b*), die im untern Theile des hypocotylen Gliedes 1strängig wird. Zuweilen befindet sich zwischen den 2 Strängen eines Cotyledons ein dritter schwächerer. Alle folgenden Blätter erhalten 3 Stränge. Diejenigen der III und IV zu nennenden Primordialblätter (*c d e*, *f g h*) sind den Cotyledonarspuren neben-

die successiven Blattspurstränge an ihrer Austrittsstelle aus dem Ring ins Blatt. — Fig. 93 (15). Querschnitt durch das Internodium über der Austrittsstelle von Strang 5. Zifferbedeutung wie in Fig. 92.

läufig, so dass der Querschnitt im oberen Theil des hypocotylen Gliedes 10 Stränge zeigt, je 3 und je 2 kreuzweise gegenüber. Die Medianstränge (*i*, *m*) des 2ten Laubblattpaares (Blatt V, VI) gehen durch 2 Internodien nach unten; mitten über der Spur des Cotyledonen angelangt, biegen sie convergirend aus, der eine links, der andere rechts, um sich sogleich an die seitlichen Stränge der Spur III anzusetzen. Später bildet sich an jedem noch ein 2ter etwas schwächerer Schenkel (*v*, *x*), der über der Cotyledonarspur nach der entgegengesetzten Seite ausbiegt und sich an den zugekehrten Lateralstrang von Blatt IV anlegt. Die seitlichen Stränge des Blattpaars V und VI (*l k*, *o n*) steigen durch ein Internodium nach unten, kreuzen sich im nächsten Knoten mit den Lateralsträngen von III und IV, liegen im folgenden Internodium an der inneren Seite der letzteren und setzen sich im Cotyledonarknoten oder etwas tiefer an dieselben an.

Die Medianbündel (*p*, *q*) des 3ten Laubblattpaares VII und VIII gehen durch 2 Internodien, und verschränken sich dann mit den Spuren von III und IV; *p* liegt zwischen dem medianen und anodisch lateralen Bündel von IV, *q* zwischen dem medianen und kathodisch lateralen von III. Sie setzen sich im 3. Internodium an die genannten Lateralbündel an. Der Medianstrang von Blatt IX (*r*) kommt an die Aufsteigeseite von dem des Blattes VI (*m*) zu liegen, der von Blatt X (*s*) an die anodische Seite von dem des Blattes V (*i*).

u über *a* und *b* sind aus den Axillarknospen der Cotyledonen eintretende, an die Lateralstränge von III und IV sich anlegende Bundel. —

Hierher ferner: Erythrina crista galli, Prunus avium, Ribes rubrum, Menispermum dauricum.

5. Blätter schraubenständig. Blattspur dreisträngig, mit der 1. und 2. verschränktläufig.

Passiflora Vespertilio, Viola elatior, Tropaeolum majus, Cucumis sativus.

6. Blätter schraubenständig. Blattspur 7strängig, alle Stränge mit denen der nächsten Spur sich verschränkend. Saururus cernuus.

7. Blätter schraubenständig. Blattspur 8 strängig, am Rande vereintläufig. Liriodendron tulipifera L.

8. Blätter alternirend-zweizeilig. Blattspur dreisträngig, mit den Spuren nur der gleichen Zeile verschränktläufig. Hertia crassifolia. Näg. l. c.

9. Blätter alternirend zweizeilig. Blattspur dreisträngig, mit den Spuren beider Zeilen verschränktläufig: Laubsprosse von Aristolochia Clematitis. A. Gigas, Sipho (Nägeli l. c.).

Bei A. Clematitis (Fig. 96, 97) treten 3 Stränge aus dem Blatt in den Stengel. Der Medianstrang theilt sich sofort in zwei, welche durch das erste Internodium neben einander herziehen, um im nächsten Knoten wieder mit einander zu verschmelzen und vereintläufig durch das folgende Internodium zu gehen. Die beiden seitlichen verlaufen ungetheilt durch 2 Stengelglieder; an der Ausbiegungsstelle in die Blattbasis sind sie mit den beiden Schenkeln des Medianstrangs durch eine Anastomose verbunden. Rechts und links neben den beiden Schenkeln des medianen liegt ein Strang, welcher an dem nämlichen Knoten austritt und die axil-

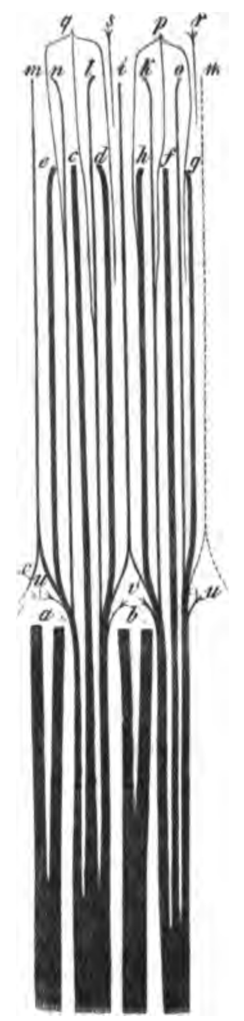


Fig. 94.

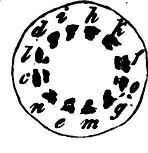


Fig. 95.

Fig. 94, 95. Lupinus Lehmanni, nach Nägeli. Fig. 94. Schema des Strangverlaufs einer Keimpflanze, in der eben gelegten Cylinderfläche, von Innen gesehen. Fig. 95 (10). Querschnitt durch das Stengelglied über den Cotyledonen. Buchstaben in beiden Figuren gleiches bedeutend.

lare Inflorescenz versorgt; daher Axillarstrang. Die ganze Spur der seitlichen Gebilde eines Knotens besteht demnach im eigenen Internodium aus 6, im erstuntern aus 5 Strängen. Sie umfasst in jenem einen Bogen von 215⁰, in letzterem von 205⁰.

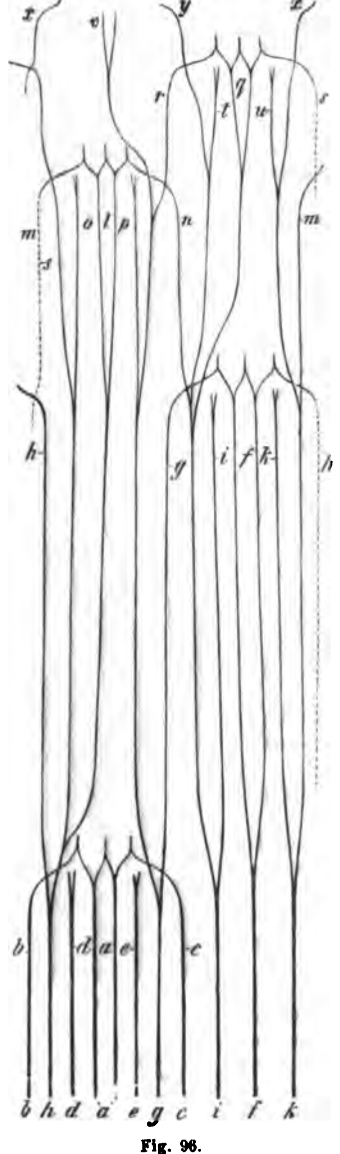


Fig. 96.

Der Medianstrang der Spur (*a*, *f*, *l*, *q*, *v*) biegt, über den 4 Blattspursträngen des 2. Knotens angelangt, zur Seite und vereinigt sich mit dem seitlichen der nächstuntern Spur. Das Ausbiegen der Medianstränge einer Blattzeile findet gewöhnlich alternirend nach beiden Seiten statt, z. B. von den Spuren 1, 5, 9 rechts, von 3, 7, 11 links. An der Ausbiegungsstelle bildet sich später ein zweiter Schenkel, welcher sich an den andern lateralen Strang anlegt.

Die seitlichen Blattspurstränge (*bc*, *gh*, *nm*, *rs*, *xy*) gehen durch ihr Internodium eigenläufig, dann verschränken sie sich mit den gleichnamigen des nächstuntern Knotens, ziehen durch das folgende Internodium mit dem Medianstrang des nächstobern Blattes vereintläufig, und setzen sich im 2. Knoten an einen Axillarstrang der nächstuntern Spur an. Die beiden Axillarstränge, *de*, *ik*, *op*, *tu*, sind im eigenen Internodium eigenläufig, im folgenden mit den lateralen Blattsträngen der nächstobern Spur vereintläufig und setzen sich im 2. Knoten an die lateralen Blattstränge der nächstuntern Spur an. Diese Verhältnisse sind sehr regelmässig, es zeigt daher der Querschnitt durch ein Internodium constant 11 Stränge; Fig. 97 zeigt die Anordnung derselben und gibt ihre Bedeutung an durch die gleiche Buchstabenbezeichnung wie am untern Ende von Fig. 96.

10. Blätter alternirend zweizeilig. Zeilen in der Terminalknospe einseitig genähert. Blattspur dreisträngig, mit den Spuren beider Zeilen verschränkt-läufig.

Medicago sativa, Lathyrus Nissolia, L. Aphaca und Pseudaphaca, L. odoratus, L. purpureus.

L. Aphaca und Pseudaphaca (Fig. 98, 99). Die Laubstengel sind vierkantig, die Kanten zuweilen schwach flügelartig ausgezogen. Der Querschnitt (Fig. 99) zeigt innerhalb der 2 gegenüberstehenden Seitenkanten je einen Strang *h*, *g* und im Innern einen Kreis von 8 und mehr Strängen, die später durch Vereinigung an Zahl abnehmen. Der Medianstrang der Blattspur theilt sich beim Austritt in das Blatt in 3 Aeste, deren mittlerer schwächerer in den Blattstiel geht, während die seitlichen mit den 2 Lateralsträngen bogige Anastomosen bilden, aus denen die Stränge für die Nebenblätter abgehen.

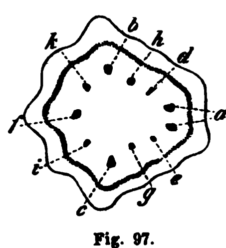


Fig. 97.

Fig. 96, 97. Aristolochia Clematitis, nach Nägeli. Fig. 96. Schema des Strangverlaufs im Stengel, in der eben gelegten Cylinderfläche von innen gesehen. Fig. 97 (20). Querschnitt durch ein Internodium, in der Höhe des unteren Endes von Fig. 96. Weitere Erklärung im Text.

Der Medianstrang (*a, f, l, o, r, u*) geht durch 2 Stengelglieder eigenläufig nach unten, biegt dann erst einseitig aus (*u*) und wird später gabelig, zweischenkelig. Die beiden Schenkel setzen sich an die Lateralstränge der nächstuntern Blattspur an. Die beiden seitlichen Stränge (*bc, gh, mn, pq, st*) verlaufen zuerst durch ihr Internodium innerhalb der Kanten, treten am nächsten Knoten in den Kreis der Spurstränge ein, wobei sie sich mit dem Lateralstrang der nächstuntern Spur verschränken, gehen dann, mit einem Schenkel des Medianstrangs der ıächstobern Spur vereintläufig, durch 2 Internodien, und setzen sich endlich m drittuntern Knoten an den Lateralstrang der zweituntern Spur an.

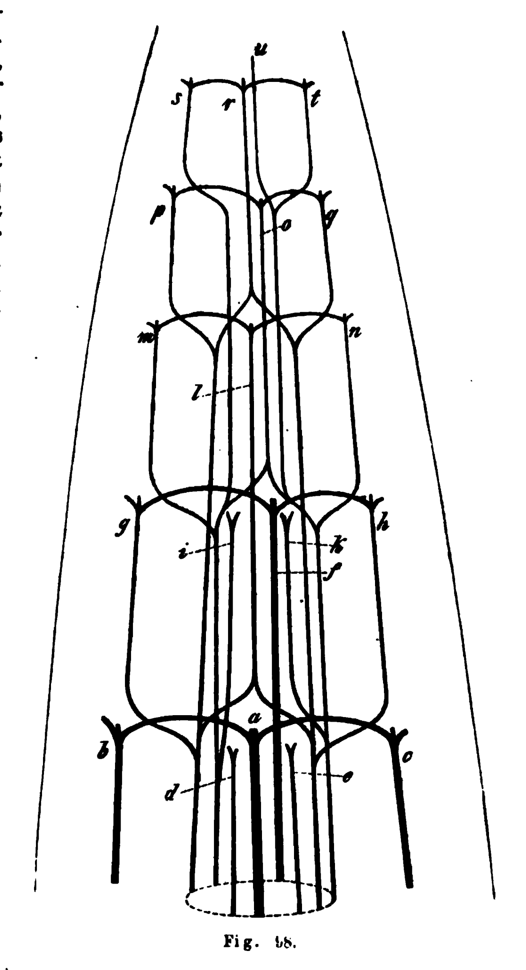


Fig. 98.

Wenn in der Blattachsel ein Blüthenstiel steht, so erhält dieser 2 Stränge ıus dem Stengel (*de, ik*), welche meist eigenläufig durch ein Internodium geıen und sich im nächsten Knoten an lie Lateralstränge der nächstobern 'pur ansetzen. In diesem Fall zeigt ier Querschnitt 8 (Fig. 99), bei Abweenheit der Axillarstränge 6 Stränge in inen Kreis gestellt, nebst den 2 in den anten. Abweichungen von diesem Tyus kommen durch höhere oder tiefere 'ereinigungen und durch Variation in en Verschränkungen zu Stande. Die Veite der Blattspur beträgt in den beien ersten Internodien 190° bis 210°.

11. Blätter alternirend zweizeilig. lattspur meist fünfsträngig, die Lateılstränge zweier successiver Blätter icht vollständig verschränkt.

Vitis vinifera. Ampelopsis hedeıcea.

12. Blätter alternirend zweizeilig. lattspur meist fünfsträngig, die Lateılstränge zweier successiver Blätter ollständig verschränkt.

Phaseolus vulgaris, Ph. multiflois. — Nägeli, l. c. Dodel in Jahrb. wiss. Bot. Bd. VIII.

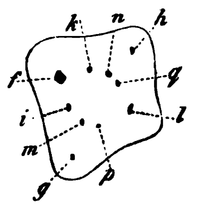


Fig. 99.

13. Blätter alternirend zweizeilig. eilen einseitig genähert. Blattspur –9strängig. Alle Stränge zweier sucessiver Blätter verschränkt. — Plataus occidentalis.

14. Blätter alternirend zweieilig oder mehrzeilig, Blattspur ıehrsträngig. Alle Stränge zweier successiver Blätter verschränkt. Hierher Menyanthes

Fig. 98, 99. Lathyrus Pseudaphaca, nach Nägeli. Fig. 98. Schema des Strangverlaufs em durchsichtig gedachten Stengelende; die dem Beobachter abgekehrten Stränge sind ser, die zugekehrten schwarz. Fig. 99 (25). Querschnitt durch ein Internodium, wie das ituntere von Fig. 98; Bezeichnung wie in diesem.

trifoliata mit zweizeiligen Blättern und 10—13strängiger Blattspur, nach Nägeli, ferner viele Umbelliferen.

Nach Untersuchungen[1]) an Aethusa Cynapium, Phellandrium aquaticum, Hydrocotyl vulgaris, Foeniculum officinale haben die Umbelliferen der gewöhnlichen Form in den nicht blühenden Sprossen einen entsprechend der übereinstimmenden äussern Gliederung in den Hauptzügen übereinstimmenden, wenn auch im Einzelnen Abweichungen zeigenden Bündelverlauf. Man kann für denselben folgendes Schema construiren. (Vgl. Fig. 100, 101). Die Blätter stehen alternirend zweizeilig oder schraubenständig, mit der Basis den Stengel ganz umfassend, selbst mit übergreifendem einem Rande. Jede Blattspur mehrsträngig, von der Weite des ganzen Stengelumfanges (⅟), mit der des nächstobern und des nächstuntern Blatts verschränkt, durch 2 Internodien abwärts laufend, im 3ten Knoten sich an die vom 2ten herabkommende Spur ansetzend, im 2ten die zunächst über ihr austretende Spur aufnehmend. Jeder Spurstrang läuft von dem Knoten (3), in welchem er austritt, durch sein Internodium senkrecht abwärts, nimmt in dem nächsten Knoten (2) einen sich anlegenden Strang der von oben herabkommenden Spur auf, tritt in 2 zwischen zwei hier ins Blatt gehende Stränge und läuft zwischen diesen zum Knoten 1 herab. Hier setzt er sich rechts oder links ausbiegend an einen, oder gegabelt an zwei benachbarte, vom Knoten 2 herabkommende Stränge an. Ob der Ansatz rechts oder links oder gegabelt beiderseits erfolgt, scheint oft zu wechseln; nicht selten entsteht die Gabelung später durch nachträgliches Auftreten eines 2ten Schenkels an einem ursprünglich einseitig angelegten Strange. Sind die successiven Spuren gleichzählig und die Zahl = n, so zeigt der Querschnitt eines Internodiums 2n Spurstränge und zwar sind von diesen n stärker und gehen zum nächsten Blatt, n schwächere alterniren mit diesen und treten in das zweithöhere Blatt.

Bei den dreisträngigen Spuren der kriechenden Laubtriebe von Hydrocotyl vulgaris wurde keine Abweichung von dem Schema beobachtet. In den übrigen Fällen, mit höherer Zahl der Spurstränge ...

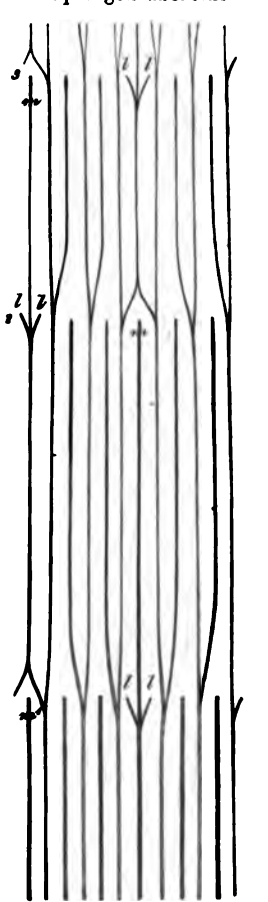


Fig. 100.

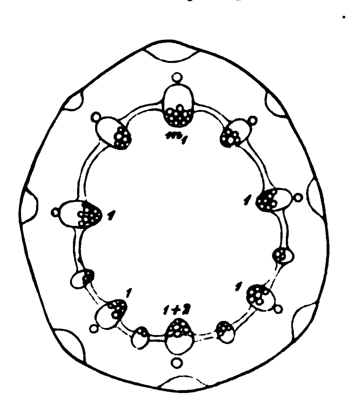


Fig. 101.

Fig. 100, 101. Foeniculum officinale. Fig. 100. Schema des Bündelverlaufs für ...strängige Blätter, in der eben gelegten Cylinderfläche. Im Niveau der Ziffern 1, 2, 3 die Knoten; *m* bezeichnet jedesmal den im Knoten austretenden medianen, *l* die marginalen Stränge. Fig. 101 (40). Querschnitt durch ein Internodium mit der Fig. 100 entsprechender Anordnung und Zahl der Stränge. 1 die Spurstränge von dem zugehörigen (nächsthöhern) Blatt, *m* Medianstrang desselben. 1 + 2 der aus den marginalen Strängen von 1 und dem medianen des zweithöhern Blattes gebildete Strang. Die mit den bezifferten alternirenden Bündel sind vereintläufigen Spuren der 2 Blätter über 1. Zwischen den Bündeln ist die sie verbindende Cambiumzone angedeutet; der kleine Kreis aussen von den stärkern ist der Querschnitt je eines Oelgangs; in jeder der stumpfen Stengelkanten ist der Querschnitt eines Faserbündels in Form eines Kreisabschnittes angedeutet.

1) Ausgeführt 1873 im Strassburger botan. Institut durch Herrn v. Kamienski.

Abweichungen häufig. Sie haben ihren Grund theils in Ungleichzähligkeit der successiven Spuren, indem sich mit Erstarkung eines Sprosses die Strangzahl der successiven Spuren vermehrt und dann 2 und 3 Stränge zwischen 2 der nächstuntern Spur treten können; theils darin, dass die Weite einer Spur (und Blattinsertion) kleiner ist als $\frac{1}{2}$ des Stengelumfangs und alsdann bestimmte Stränge durch mehr als 2 Internodien absteigen; theils kommen, unabhängig von diesen bei derselben Species und selbst einem und demselben Spross möglichen Schwankungen, manchen Species constante specifische Eigenthümlichkeiten zu. So hat die junge Pflanze von Foeniculum officinale (Fig. 100) alternirend zweizeilige, mit den Medianen um 180° divergirende Blätter, die Weite der Blattinsertion ist $\frac{1}{2}$ oder $>\frac{1}{2}$ des Stengelumfangs, die der Blattspur $\frac{1}{2}$. Die Zahl *p* der in ein Blatt tretenden Stränge ist, wie bei den übrigen untersuchten Arten, eine ungerade: 5, 7 bis 21 und mehr. Von den *p* Strängen eines Blattes treten die beiden marginalen *l*, *l*, Fig. 100, convergirend in ihren Knoten (1) und vereinigen sich hier sofort mit dem zwischen ihnen senkrecht herabkommenden Medianstrang (*m*) des nächsthöhern Blattes. Dieser vereinte Strang geht dann weiter senkrecht durch das nächste Internodium hinab, um sich im folgenden Knoten (2) dicht über dem hier austretenden Medianstrang zu gabeln und jeden seiner 2 Schenkel mit dem zunächst seitlich herabkommenden Strange zu vereinigen. Der Verlauf aller übrigen Stränge entspricht dem Schema. Die Zahl *n* der Stränge einer Blattspur in einem Internodium ist also bei Foeniculum = *p*—1, während sie in den dem Schema genau entsprechenden Fällen = *p* ist. Der Querschnitt des Internodiums von Hydrocotyle z. B. zeigt 6 alternirend ungleiche Bündel, wenn je 3 in ein Blatt treten; der von Foeniculum, bei Gleichzähligkeit successiver Spuren z. B. 12 (Fig. 101), wenn in ein Blatt 7, 16, wenn in ein Blatt 9 Stränge austreten. In Folge der Ungleichzähligkeit successiver Spuren an der erstarkenden Pflanze kommen auch bei Foeniculum Abweichungen von dem gegebenen Specialschema vor. — Die an den blühbaren Sprossen der in Rede stehenden und bei manchen abweichend gegliederten Umbelliferen jedenfalls vorhandenen Modificationen des Bündelverlaufs sind nicht untersucht.

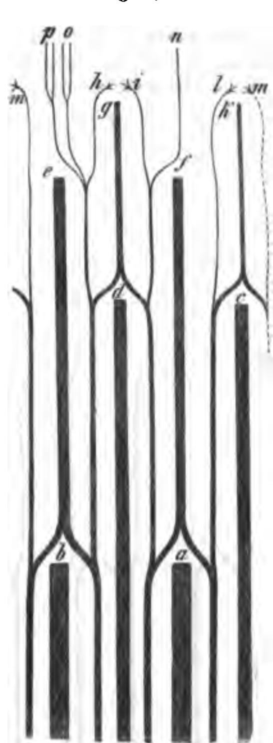


Fig. 102.

15. **Blätter opponirt**, die Paare mehr oder minder genau decussirt. Spuren einsträngig. Die Stränge eines Paares gehen senkrecht durch zwei Internodien und biegen dann, bald im zweituntern Knoten, bald symmetrisch convergirend, bald gleichwendig aus, um dann weiter abwärts zu laufen und sich mit tiefern Blättern angehörigen zu vereinigen. Dieses Verhalten ist nur in den jüngsten Stadien deutlich, später bildet sich meist an der Ausbiegungsstelle ein zweiter Schenkel, so dass der Strang gabelig wird und den senkrecht untern rittlings umfasst (Fig. 102). Ferner wird in vielen hierher gehörigen Fällen die untere Endigung der Stränge ganz undeutlich dadurch, dass sie mittelst sehr frühzeitig auftretender Zwischenbündelchen (Cap. XIV) seitlich verschmelzen.

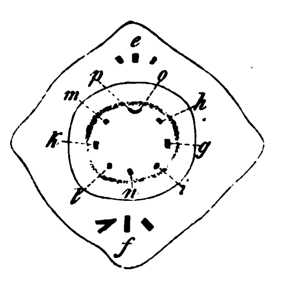


Fig. 103.

Hierher gehören, nach Nägeli und Rohrbach (l. c.), Fraxinus excelsior, Vinca minor, Apocynum hypericifolium, Phlox spec., Veronica incisa, Calluna vulgaris, Hypericum

Fig. 102 und 103. Cerastium frigidum, nach Nägeli. Fig. 102. Schema des Bündelverlaufs. Erklärung im Texte. Fig. 103 (20). Querschnitt durch einen Spross in dem Internodium über *ef* der Fig. 102. Die Buchstaben bezeichnen dieselben Bündel in beiden Figuren. ... liegen bei Fig. 103, bereits verzweigt, in der scheidig verwachsenen Basis des zugehörigen Blattpaares.

quadrangulum, Androsaemum, Evonymus europaeus, Alsine-, Spergula-, Cerastium-, Dianthus-, Silene-Arten, Galium, Rubia. Fig. 102 und 103 mögen das Verhalten für de[n] speciellen Fall von Cerastium veranschaulichen. Fig. 102 ist das Schema für den Stran[g]verlauf eines Sprosses in der eben gelegten Cylinderfläche, *ab*, *cd*, *ef*, *gh* die Laubbla[tt]spurstränge, die Buchstaben stehen an der Austrittsstelle dieser aus dem Ring. Unter de[m] durch *dc* bezeichneten Knoten sind nur diese Spurstränge vorhanden. Ueber *dc* komme[n] andere hinzu, nämlich *p*, *o*, *n* die Stränge des terminalen Blüthenstiels und *hi*, *lm* je e[in] Paar in die Axillarzweige der Blätter *g* und *k* tretende. (Vgl. § 94). Alle diese Bündel st[e]hen in dem Ring wie Fig. 103, der Querschnitt durch das Internodium über *ef* zeigt.

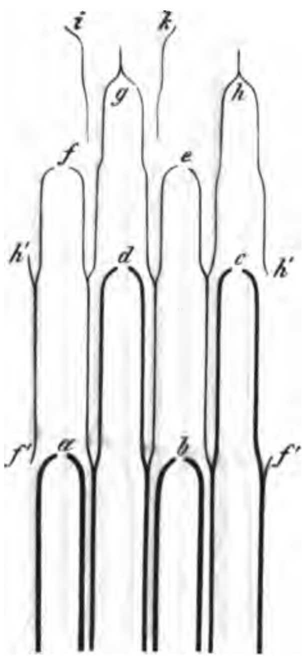


Fig. 104.

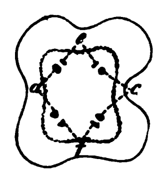


Fig. 105.

16. Blätter quirlständig. Spuren einsträngig, du[rch] mehr als 2 Internodien verlaufend. Trevirania longifol[ia], Russelia juncea.

17. Blätter opponirt. Spuren drei- oder vierstrang[ig], mit denen des erstuntern Paars vom zweituntern Knot[en] an vereintläufig, nicht verschränkt. Antirrhinum maj[us], Ruellia maculata, Bignonia serratifolia, Tecoma radica[ns].

18. Blätter opponirt und decussirt. Spuren zw[ei]strängig, nicht verschränkt. Anagallis arvensis, Stach[ys] angustifolia, Satureja variegata Host. (Nägeli, l. c. u[nd] viele andere Labiaten, Nepeta Cataria, Melissa officina[lis] etc. Zwei Stränge, die im Blattstiel zu einem einzigen ve[r]einigt sind, weichen im Stengel der Labiaten (Fig. 104 u. 105) sogleich auseinander und gehen innerhalb der Ka[n]ten, zwischen denen das Blatt steht, durch 2 Internodi[en] hinab. Am zweituntern Knoten vereinigen sie sich [mit] denen der nächstunteren Spur, nachdem sie durch ein I[n]ternodium unmittelbar neben denselben hergezogen si[nd]. Der Querschnitt unter der Stammspitze zeigt daher im[mer] 8 Stränge, die paarweise genähert unter den Ecken lieg[en] — die eines Paares ungleich stark, der stärkere d[em] nächsten, der schwächere dem folgenden Blattpaar an[ge]hörend. Die Stränge einer Kante vereinigen sich ba[ld], indem zwischen ihnen Gefässe auftreten. Der Quersch[nitt] zeigt jetzt 4 Stränge, die sich später zu einem geschlosse[nen] Ring (Cap. XIV) vereinigen.

19. Blätter opponirt. Spuren dreisträngig; die La[te]ralstränge mit denen des nächsten Paares verschränkt.

Clematis Vitalba, Viticella, Atragene, Urtica [...] dartii, Lonicera spec., Acer pseudoplatanus, Philad[el]phus coronarius, Tagetes lucida, T. signata Bartl., H[u]mulus Lupulus, Centranthus ruber, Aesculus mac[ro]stachya, Euphorbia Lathyris.

In dem Bezeichneten übereinstimmend untersche[iden] sich die Laubtriebe genannter Pflanzen durch den ungle[ich] langen Verlauf der Spuren. Die Medianstränge setzen s[ich] bald im erstuntern, bald im zweituntern Knoten, b[ald] noch tiefer an; die Lateralstränge gehen ebenfalls dur[ch] 1, 2 oder mehrere Stengelglieder. Unter Verweisung auf Nägeli sei hier nur das sehr e[in]fache Beispiel von Clematis und Atragene beschrieben (Fig. 106, 107).

Die Blattpaare sind rechtwinklig decussirt. Die 6 Kanten der Internodien, von de[nen]

Fig. 104 und 105. Stachys angustifolia, nach Nägeli. Fig. 104. Schema des Strangv[er]laufs im Sprossende, in der eben gelegten Cylinderfläche. *ab*, *dc*, *fe*, *gh*, *ik* die Spuren s[uc]cessiver Blattpaare, die Buchstaben in den Knoten stehend. Vom obersten Paar ist erst je [ein] Spurstrang, *i*, *k* sichtbar. Fig. 105 (85). Querschnitt durch ein junges Internodium, e[nt]sprechend dem über *a b* in voriger Figur, die gleichen Stränge mit den gleichen Buchstab[en] wie in dieser bezeichnet.

2 gegenüberliegende den Blattmedianen entsprechende etwas stärker vortreten, wechseln regelmässig ab. Die Weite der dreisträngigen Blattspur beträgt ungefähr 115°.

Die Medianstränge (*a d*, *g k*, *q n*, *x t*) gehen durch ein Stengelglied, theilen sich im nächsten Knoten in 2 Schenkel und setzen sich mit diesen an die Lateralstränge des dortigen Blattpaares an. Anfänglich ist immer nur 1 Schenkel vorhanden und die beiden Medianstränge des nämlichen Paares biegen (»nach 2 Beobachtungen«) symmetrisch convergirend aus. Die Bildung des 2ten Schenkels tritt bei Cl. Viticella oft erst spät ein oder bleibt ganz aus.

Die 2 Lateralstränge des Blattes (*b c*, *e f*, *h i*, *l m* u. s. w.) laufen ebenfalls durch 1 Internodium, biegen am nächsten Knoten convergirend aus und legen sich an die nämlichen Lateralstränge des letztern an, mit denen sich die Schenkel des Medianstrangs vereinigen. Bei Cl. Viticella ist damit die Blattspur gewöhnlich fertig; bei Cl. Vitalba bildet sich meist auch an der Ausbiegungsstelle der Lateralstränge ein 2ter Schenkel, welcher nach der entgegengesetzten Seite ausbiegt und mit einem Medianstrang des Knotens verschmilzt. Der Querschnitt des jungen Internodiums zeigt 6 Blattspurstränge (Fig. 107, p. 256).

Die Axillaräste haben in ihrem untersten Internodium auch 6 Stränge, die sich bei ihrem Eintritt in den Stengel in 2 vereinigen. Diese 2 setzen sich sogleich rechts und links an den Medianstrang des Tragblatts an.

20. Blätter opponirt. Spuren dreisträngig; die Lateralstränge des nämlichen Paares von Anfang an vereintläufig. Mercurialis annua und M. perennis.

21. Blätter opponirt. Spuren 5strängig; die zweitseitlichen Stränge des nämlichen Paares von Anfang an vereintläufig. Sambucus nigra.

b. Gymnospermen.[1])

Wie schon oben angeführt wurde, ist der Bündelverlauf in den Stengeln der Coniferen von dem der Dicotyledonen nicht verschieden; es sind daher hier nur Specialfälle des Dicotyledonentypus zu verzeichnen.

Die Keimpflanze der meisten hat 2 opponirte Cotyledonen, welche beim Keimen ergrünen und über den Boden treten, selten (Ginkgo und Araucaria, Sectio Columbea) im Boden verbleiben. Mehr als zwei kommen in manchen Genera ausnahmsweise vor, be-

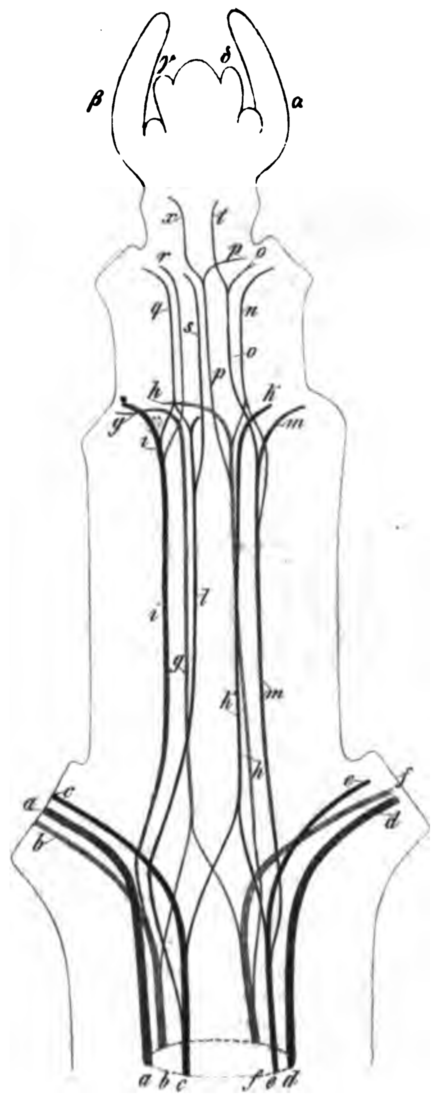


Fig. 106.

Fig. 106 (40). Clematis Viticella, nach Nägeli. Zweigende, durch Entfernung der Oberhaut und Einwirkung von Kali durchsichtig gemacht, den Verlauf der Blattspuren zeigend. Die austretenden Enden der Stränge in Folge leichten Druckes etwas verschoben; die beiden obersten Blattpaare α β und γ δ haben noch keine ausgebildeten Stränge.

[1]) Nägeli, l. c. — Lestiboudois l. c. — A. B. Frank, Bot. Ztg. 1864 p. 150. — Geyler, Gefässbündelverlauf in d. Laubblattregion d. Coniferen; Pringsheim's Jahrb. VI. — Strasburger, Die Coniferen und Gnetaceen.

ständig bei Taxodium (4 bis 9) und den Abietineen im Sinne Strasburger's, d. h. der Linné'schen Gattung Pinus. Die Zahl der Cotyledonen ist hier nach den Arten verschieden und schwankt bei derselben Art innerhalb weiter Grenzen; z. B. bei Abies pectinata zwischen 4 und 7, bei Pinus silvestris zwischen 3 und 8, bei Pinus Pinea zwischen 8 und 13. Einzelne nachher zu nennende Ausnahmefälle abgerechnet, tritt aus jedem Cotyledon ein Strang in das kurze hypocotyle Glied, bei 2 Cotyledonen laufen beide Stränge senkrecht abwärts, um bald ihre Vereinigung zum Wurzelstrang eintreten zu lassen; bei höheren Ziffern vereinigen sich oft 2 oder 3 Stränge gleich nach ihrem Eintritt in das hypocotyle Glied in einen, so dass die Zahl der Spurstränge in diesem kleiner ist als die der Cotyledonen. Angaben von Lestiboudois (l. c. p. 25 und 26) lassen vermuthen, dass bei Cupressus pyramidalis und Abies balsamea der aus dem Cotyledon einfach in den Stamm tretende Strang sich im Knoten in 2 Schenkel spaltet und dass die ungleichnamigen Schenkel zweier benachbarter sich zu einem senkrecht absteigenden mit je 2 Cotyledonen alternirenden) vereinigen. Die Cotyledonen von Araucaria brasiliensis[1]) haben je 8 Gefässbündel und diese vereinigen sich in dem Cotyledonarknoten zu je 2, so dass von den beiden Cotyledonen 4 Spurstränge in dem hypocotylen Glied absteigen.

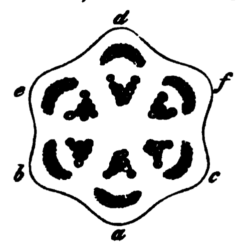
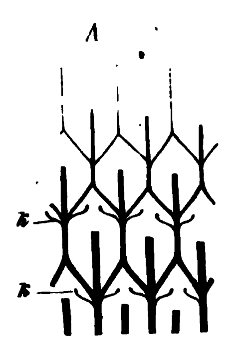


Fig. 107.



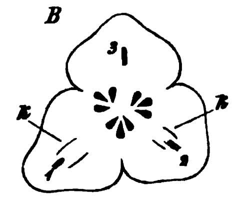


Fig. 108.

In allen untersuchten Fällen setzen sich die Spurstränge der ersten epicotylen Blätter in oder dicht unter dem Cotyledonarknoten an die Cotyledonarstränge an.

Mit der alleinigen Ausnahme von Ginkgo, ist die im Stamm verlaufende Spur der Laub- und Niederblätter bei den Coniferen einsträngig, auch da wo die Blätter mehrere Stränge erhalten und diese noch in dem Knoten durch Spaltung des einen Spurstranges entstehen, wie bei Dammara und den breitblättrigen Araucarien.

Bei den untersuchten Arten von Juniperus, Frenela, Cupressus, Callitris, Libocedrus, Thuja gigantea Nutt, Chamaecyparis ericoides Hort., stehen die Blätter in 2- oder mehrgliedrigen alternirenden Wirteln. Ihre einsträngigen Spuren steigen durch ein Internodium ungetheilt abwärts und gabeln sich etwa in der Mitte des 2. Internodiums in 2 Schenkel, welche sich je rechts und links an die Spurstränge dieses Internodiums ansetzen. Fig. 108.

Thuja occidentalis, Th. plicata und Biota orientalis dagegen haben zwar die gleichen zweigliedrigen, alternirenden Blattwirtel wie ihre genannten nächsten Verwandten; aber die opponirten Spuren jedes Blattpaares steigen ungetheilt durch zwei Internodien senkrecht hinab, biegen dann über der im zweituntern Knoten austretenden Blattspur gleichseitswendig (seltener symmetrisch convergirend) aus, um sich an die im zweit-, dritt-, selten viertunteren Knoten austretenden Stränge seitlich anzulegen. Fig. 109.

Bei den zahlreichen Coniferen mit schraubenständigen Blättern: Chamaecyparis glauca Hort., Widdringtonia juniperina, den untersuchten Arten von Taxodium, Glypto-

Fig. 107 (20). Clematis Viticella. Querschnitt durch ein junges Internodium. Weitere Erklärungen im Texte.

Fig. 108. Juniperus nana. Nach Geyler. *A* Schema für den Längsverlauf der Bündel in der eben gelegten Cylinderfläche. Die dreigliedrigen Wirtel sind etwas spiralig verschoben. *k* = Knospenbündel. — *B* (16) Querschnitt durch einen jungen Spross. 1, 2, 3 die in der Folge der Ziffern zu einem Wirtel austretenden Bündel; *k* die zu den Axillarknospen tretenden Bündel.

---

1) Strasburger, l c. 369.

strobus, Cryptomeria, Sequoja, Cunninghamia, Pinus im Linné'schen Sinne, Podocarpus, Saxegothaea, Taxus, Araucaria haben die einsträngigen Blattspuren im Wesentlichen den gleichen, dem oben für Iberis gegebenen Schema entsprechenden Verlauf. Fig. 110. Jeder Strang steigt durch eine bestimmte Zahl von Internodien eigenläufig abwärts und biegt sich dann gegen einen bestimmten untern Strang, um sich seitlich an ihn anzulegen und weiter abwärts mit ihm zu verschmelzen. Die Nummer des bestimmten untern Stranges, an welchen das Anlegen geschieht, ist nach den Einzelfällen verschieden, für jeden Einzelfall constant, und gehört der Zahlenreihe 2, 3, 5, 8, 13, 21... an. Die Richtung, in welcher das Anlegen an den Vereinigungsstrang erfolgt, ist wiederum für jeden Einzelfall constant und wird bestimmt durch die Nummer des Vereinigungsstranges, so dass das Anlegen an den 3. 8. 21. untern Strang in kathodischer, an den 5. 13. 34. in anodischer Richtung stattfindet (Geyler, l. c.). Derselben soeben besprochenen Regel folgt der Verlauf der Spurstränge der in Wirteln angelegten, nachher schraubig verschobenen Blätter von Cephalotaxus Fortunei, Torreya grandis und, soweit die vorhandenen Daten reichen, Dammara australis. Auch Ginkgo schliesst sich hier an, indem die zwei Spurstränge nach getrenntem Lauf durch 1—3 Internodien in einen verschmelzen, der über der fünftuntern Spur kathodisch ausbiegt und sich etwa im achtuntern Internodium in anodischer Richtung an die fünftuntere Spur anlegt, mit welcher er im 9.—11. Internodium vereintläufig wird.

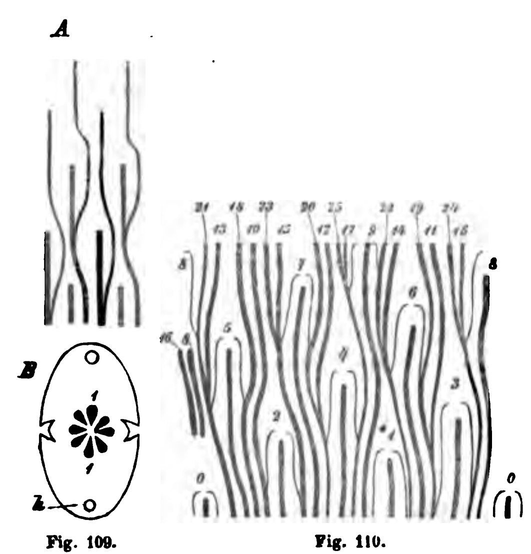


Fig. 109.   Fig. 110.

Unter den Gnetaceen hat Ephedra vulgaris in jedem der beiden Cotyledonen zwei Gefässbündel, diese treten in das hypocotyle Glied, welches also 4 Cotyledonarspurstränge enthält. Das epicotyle Glied enthält 8 Stränge, je 4 vor jedem Cotyledon. In dem Cotyledonarknoten vereinigen sich diese 8 Stränge zu zweien, welche je zwischen 2 Cotyledonarbündeln abwärts laufen und sich innerhalb des hypocotylen Glieds in 2 an die nächsten Cotyledonarbündel sich ansetzende Schenkel spalten. Unterhalb dieser Vereinigungsstelle treten die 4 Cotyledonarstränge zum Wurzelstrang zusammen.

Jedes der übrigen in genau alternirende zweigliedrige Wirtel geordneten (bekanntlich schuppenförmigen) Blätter von Ephedra ist gleichfalls zweisträngig. Bei E. vulgaris tritt die zweisträngige Blattspur in ihrem Knoten (1) in den Bündelring, steigt senkrecht und parallel 2 Internodien hinab und setzt sich im Knoten 3 seitlich an die im Knoten 2 austretende Spur an, jeder Strang an den ihm nächstseitlich laufenden. In dem Knoten tritt frühzeitig ein die Bündel verbindender querer Gürtel von Tracheiden auf. Für Ephedra campylopoda gibt Strasburger an, dass zwischen den 2 Spurbündeln jedes Blattes ein von

Fig. 109. Thuja plicata, nach Geyler. *A* Schema des Bündelverlaufs in der eben gelegten Cylinderfläche. *B* (16) Querschnitt durch einen jungen Spross. 1, 1 die zunächst in ein Blattpaar abgehenden Bündel. Aussen von jedem unter der Oberfläche ein Harzgang, *h*. —

Fig. 110. Pinus silvestris, nach Geyler. Schema des Strangverlaufs im jungen Spross, in der eben gelegten Cylinderfläche. Blätter nach $^{8}/_{21}$, in rechtsumläufiger Spirale geordnet. Die Ziffern bezeichnen die als breite Streifen dargestellten Spurstränge nach ihrer Succession; die paarig convergirenden, als dünne Striche gezeichneten Stränge neben den austretenden Blattspuren 0—9 gehen je zu einem Axillarspross. Die Spuren vereinigen sich in kathodischer Richtung mit der je achtuntern.

dem Tracheidengürtel entspringendes »Ergänzungsbündel« läuft, und zwar durch ein Internodium, von dem Knoten des Blattpaares bis zum nächstuntern Quergürtel. Bei Ephedra altissima laufen, nach demselben Autor, die zwei Spurstränge eines Blattes nur in ihrem Internodium getrennt, im nächsten zu einem einzigen Strange verschmolzen. E. vulgaris hat daher in dem Internodium 8 Spurstränge, von denen 2 gegenüberliegende Paare dem gleichen Blattpaare angehören; E. campylopoda hat 10, E. altissima nur 6.

Die Gnetum-Arten haben an den Laubtrieben decussirte Blattpaare, durch gestreckte Internodien von einander getrennt. Jedes Blatt erhält, je nach den Arten, 5 oder 4 Bündel. Nach einigen Untersuchungen an Gn. Thoa laufen die Blattspuren ähnlich dem obigen Umbelliferen-Schema: Die zehnsträngige Spur jedes Blattpaares steigt 2 Internodien hinab und wird im 2. Knoten mit der Spur des nächstuntern Paares vereintläufig; die Spurstränge der successiven Paare sind sämmtlich miteinander verschränkt. Ausserdem müssen in oder unter dem Knoten noch andere Vereinigungen eintreten, denn in den untersuchten Internodien zeigte der Querschnitt nur 18 Stränge statt der nach dem Schema postulirten bei Gn. Gnemon wirklich vorhandenen 20.

Ueber Welwitschia vgl. Cap. XVI.

Auch die Cycadeen sollen, um Wiederholungen zu vermeiden, erst in dem soeben genannten Capitel Besprechung finden.

II. Anomale Dicotyledonen.

§ 62. Eine nicht unerhebliche Anzahl von Dicotyledonen, einige Cycadeen und Welwitschia weichen von dem ihre Verwandten charakterisirenden Bündelverlauf im Stamme dadurch ab, dass die primären Bündel nicht in einen einfachen Ring geordnet sind. Entweder ist bei ihnen ein nach dem gewöhnlichen Typus geordneter Bündelring vorhanden, es befinden sich aber noch andere Bündel entweder innerhalb desselben, also im Marke, oder ausserhalb desselben, also in der Aussenrinde. Oder die Bündel sind in mehrere, oft nicht scharf unterschiedene Kreise, oder derart geordnet, dass sie auf dem Querschnitt unregelmässig zwischen ungleichnamigem Gewebe zerstreut erscheinen, mit Ausnahme etwa der peripherischsten, welche als ein gegen die Aussenrinde abgegrenzter Ring unterschieden werden können.

Diese mehr oder minder auffallenden Ausnahmen von dem Haupttypus kommen entweder ganz vereinzelten Species innerhalb typisch gebauter Gattungen und Familien zu (z. B. Umbelliferen) oder zahlreicheren Arten sonst typisch gebauter Genera (z. B. Begonia), oder sie sind charakteristisch für bestimmte Gattungen resp. kleinere Familien (z. B. Nymphaeaceen, Calycantheen, Podophyllum, Diphylleja), seltener selbst für grosse Familien, wie Piperaceen und Melastomaceen. Aber selbst bei letzteren finden sich Ausnahmen von der für die Mehrzahl ihrer Angehörigen geltenden Gruppirung der Bündel.

Die bezeichneten Erscheinungen haben ihren Grund entweder in radial schiefer Richtung von Blattspursträngen oder in dem Auftreten stammeigener neben den zum typischen Ring geordneten Spursträngen. Abgesehen von den erst später (Cap. XVI) zu betrachtenden Nyctagineen, manchen Amarantaceen u. s. w. mit markständigen Bündeln, gehören folgende Fälle hierher.

a. Markständige Bündel.

1. Alle Stränge sind Blattspur; die einen nach ihrem Eintritt

1) Strasburger l. c. p. 115.

den Stamm zum typischen Ringe geordnet, in diesem radial senkrecht gestellt; andere tiefer eindringend, daher markständig, und zwar entweder im Marke zerstreut oder zu Ringen geordnet. Hierher gehören die meisten **Cucurbitaceen**, **Amarantus-** und **Euxolus-Arten**, **Phytolacca** dioica, die **Piperaceen**, ohne Zweifel wohl auch die krautigen **Berberideen Podophyllum, Diphylleja, Leontice**; ferner **Papaver-, Thalictrum-** und Actaea-Arten.

Die Bündel der rankenden **Cucurbitaceen**[1]) (Cucumis, Cucurbita, Bryonia, Tladiantha, Cyclanthera pedata) — das rankenlose Ecbalium Elaterium hat nur einen Bündelkreis — sind in 2 Ringe geordnet; die des äusseren Ringes stehen vor den Kanten des Stengels und sind diesen gleichzählig, z. B. 5 bei Cucumis sativus, Cucurbita, Tladiantha dubia, Cyclanthera pedata, 7 bei Bryonia dioica; die des innern Ringes alterniren mit denen des äussern, so dass ihr äusserer Theil zwischen letztere fällt, ihre Zahl ist aber nicht immer der der äussern gleich, indem einer ausfällt (z. B. $\frac{4}{5}$ in den vorliegenden Exemplaren von Tladiantha).

Die Stränge beider Ringe sind, soweit die Untersuchung reicht, Blattspurstränge, welche durchschnittlich zwei Internodien abwärts laufen. Die durch frühzeitig auftretende unregelmässige Queranastomosen in den Knoten sehr erschwerte, genauere Ermittelung ihres Verlaufes bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Von den untersuchten **Amarantaceen** haben die einen, nämlich Arten von Celosia, Gomphrena, Alternanthera, Froelichia, Achyranthes, typisch dicotylen primären Bündelring und Markcylinder, letzern bündelfrei. Bei Amarantus[2]) caudatus, A. retroflexus und Euxolus emarginatus A. Br. treten die zahlreichen, z. B. 11, in der Blattbasis zu einer nach oben concaven Bogenreihe geordneten Stränge im Knoten steil absteigend auseinander; die einen mit von oben herabsteigenden einen Bündelring bildend, die andern tiefer in das Mark dringend. Innerhalb des Bündelringes kommen dadurch mehrere unregelmässige markständige Ringe zu Stande, in welchen die zu den einzelnen Blättern gehörenden Stränge gruppenweise genähert bleiben. Die Mitte des Marks ist bündelfrei. Die medianen Stränge jeder Blattspur scheinen am tiefsten ins Mark zu dringen. Nach unten werden die Stränge einer Spur, nachdem sie mehrere Internodien eigenläufig durchzogen, vereintläufig; die genauere Untersuchung ihres Verlaufes ist noch vorzunehmen. Schmächtige Exemplare von Euxolus lividus Moq. zeigten ähnliche, jedoch einfachere Verhältnisse.

Phytolacca dioica hat (nach Nägeli l. c. p. 118) für jedes Blatt drei Spurstränge. Die beiden seitlichen steigen im Stengel zwischen Mark und Aussenrinde radial senkrecht hinab, spalten sich zuerst in 2, dann in mehrere Schenkel und diese bilden mit einander den Bündelring. Der Medianstrang tritt in das Mark ein, jedoch kaum tiefer als auf $\frac{1}{4}$ des Markradius, steigt hier durch 8—12 Internodien hinab und vereinigt sich dann wieder mit dem Ring. Er beschreibt einen nach innen convexen Bogen, dessen stärkste Wölbung in seinem obern Theile liegt; innerhalb des 3.—4. Internodiums hat er schon seine grösste Annäherung an die Mitte des Markes erreicht. Der Querschnitt durch ein fertiges Internodium zeigt hiernach 8—12 innerhalb des Ringes freiliegende Stränge.

Der Verlauf der Stränge, welche im oberirdischen Stengel von **Podophyllum**, Diphylleja, Leontice[3]) auf dem Querschnitt fast nach Art von Monocotylen über das ganze Mark vertheilt sind, und jener, welche bei **Papaver** orientale (auch öfters P. somniferum, bei **Actaea** racemosa[4]), Cimicifuga foetida und Thalictrum-Arten eine unregelmässig zwei- bis dreireihige Zone um das Mark herum bilden, ist noch genauer zu untersuchen; an ihrer Blattspurqualität kann kaum gezweifelt werden.

---

1) Bernhardi, Beobacht. über Pflanzengefässe, p. 20. — Sanio, Bot. Ztg. 1864, 227 — Nägeli, l. c. p. 77.

2) Link, Grundlehren der Anatom. und Physiol. der Pflanzen, p. 144, 148. — Unger, Dicotyledonenstamm, p. 108.

3) C. H. Schultz, Vaisseaux du latex etc., Mém. prés. Acad. d. Sciences VII (1841). — Sanio l. c. p. 230. —

Ob die markständigen Bündel, welche bei **Statice** oder **Plumbagineen** vorkommen sollen[1]), hierher gehören, ist zu untersuchen; ich fand solche bei den untersuchten Statice-, Armeria- und Plumbago-Arten überhaupt nicht.

Für sämmtliche untersuchte **Piperaceen** mit Ausnahme von Verhuellia ist seit P. Moldenhawer und E. Meyer bekannt, dass in dem Internodium innerhalb eines bei den holzigen Arten (Pipereen) später secundäre Verdickung erfahrenden Bündelringes, meist ein Kreis markständiger Bündel verlaufen. Selten ist mehr als ein innerer Kreis vorhanden, z. B. bei Peperomia variegata zuweilen 2, bei P. incana und obtusifolia 3—4, bei Piper geniculatum 2, bei Artanthe cordifolia 4.[2]) Die Zahl der Bündel sowohl der inneren als des äusseren Kreises wechselt, bei manchen Species wenigstens, nach den successiven Internodien desselben Sprosses. Innerhalb eines Internodiums verlaufen sie senkrecht. Die Verfolgung ihres weitern Verlaufs wird bei den meisten Arten im Knoten durch quere Anastomosen erschwert; die meisten neueren Autoren kamen zu dem Resultat, dass die Stränge theils gemeinsame, theils, und zwar vorwiegend die innern, stammeigene sind, zumal der Blüthenstand unbestritten stammeigene enthält. Nur Karsten sprach schon im Jahre 1847 für die Pipereen eine andere Ansicht aus, nach welcher sämmtliche Stränge Blattspurstränge sind, und welche die eingehenderen Untersuchungen von Weiss bestätigen und verallgemeinern. Ueber letztere kann hiernur kurz und unter Verweisung auf die Originalarbeit berichtet werden, weil diese erst nach Beginn des Druckes dieses Buches erschien.

Peperomia galioides zeigt den Verlauf am klarsten. Die Blätter stehen in 5gliedrigen Wirteln, jedes erhält einen einzigen Strang. Die Stränge treten im Knoten in den äusseren Kreis, laufen in diesem durch ein Internodium abwärts, biegen dann nach innen und steigen, den innern Kreis bildend, durch das 2. Internodium abwärts, um sich unter diesem, in dem Knoten, an die hier ins Mark einbiegenden Bündel des nächstobern Wirtels anzusetzen. Der Querschnitt durch das Internodium zeigt 2 fünfgliederige concentrische Bündelkreise.

P. brachyphylla hat zweigliedrige decussirte Blattwirtel. Jedes Blatt erhält 3 Stränge, einen medianen und 2 seitliche. »Die Medianstränge verlaufen im peripherischen Kreise durch 2 Internodien, wenden sich dann nach innen, und legen sich nach weiterem Verlauf durch 1 Internodium im Marke an einen markständigen Strang mit den sich verjüngenden Enden an. Alle seitlichen Blattspurstränge verlaufen durch ein Internodium im peripherischen Kreise, biegen im nächstuntern Internodium in das Mark ein, verlaufen auch noch im Marke durch ein Internodium und setzen sich, ebenfalls mit verjüngten Enden, an die markständigen Stränge des 3. Internodiums an.« In jedem Knoten gehen hiernach 6 Stränge nach innen, im Marke des Internodiums liegen aber nur 4, es müssen sich daher einzelne Stränge bei ihrem Eintritt ins Mark vereinigen. Aehnlich, jedoch complicirter und minder regelmässig fand Weiss den Verlauf bei P. rubella und den mit alternirenden Blättern versehenen P. variegata und incana, von welchen die erstere 12 strängige, die andere 7strängige Blattspuren hat.

Für die holzigen Pipereen (Piper, Artanthe, Chavica-Arten) fand Weiss in Uebereinstimmung mit Karsten, dass die Stränge der vielsträngigen, stengelumfassenden Blattspur bei Vorhandensein e i n e s oder zweier markständigen Kreise durch wenigstens 1 Internodium in dem peripherischen Kreise hinabsteigen, dann ins Mark einbiegen, im markständigen Kreise durch ein zweites Internodium verlaufen und sich schliesslich an markständige Stränge eines untern Internodiums ansetzen. Beim Eintritt aus dem äussern in den innern Kreis können sich 2 oder 3 Bündel vereinigen, die Zahl der markläufigen daher in den successiven Internodien wenig regelmässig wechseln. Bei mehr als 2 Kreisen (Artanthe cordifolia) verlaufen die markständigen Stränge durch mindestens 2 Internodien. —

1) Russow, Vgl. Unters. p. 153. — Schwendener, D. mechan. Princip, p. 143.

2) P. Moldenhawer, Beitr. p. 5. — E. Meyer, De Houttuynia et Saurureis, p. 39. — Unger, Bau etc. des Dicotyledonenstammes, p. 68 u. a. — Karsten, Veget. Org. d. Palmen. l. c. p. 148. — C. de Candolle, Mémoire sur la Famille des Pipéracées. Mém. soc. phys. de Génève, Taf. XVIII, 2. — Sanio, Bot. Ztg. 1864, 193. — F. Schmitz, das Fibrovasalsystem d. Piperaceen. Diss. Essen 1871. — J. Weiss, Wachsthumsverh. etc. d. Piperaceen, Flora 1876.

Es ist einleuchtend, dass der Bündelverlauf bei den Piperaceen mit dem der Commelineen (§ 69) grosse Aehnlichkeit hat. —

2. Alle Stränge Blattspur. Sie gehen nach ihrem Eintritt in den Stamm in ein nach allen Seiten unregelmässig verästeltes Bündelnetz über. Hierher die Nymphaeaceen, die Gunnereen, Primula auricula und ihre nächsten Verwandten, vielleicht auch manche Balanophoreen. Bei den drei erstgenannten Gruppen sieht man von jedem Blatte aus eine bestimmte Anzahl Bündel in den Stamm treten und sogleich nach dem Eintritt in ein Netz von Strängen übergehen, welche sowohl in Richtung der Stammoberfläche als auch der Radialebenen durch schräge und quere Anastomosen unregelmässig verbunden sind, und welches durch den Ansatz von Wurzel- und von Knospensträngen noch mehr complicirt wird. Querschnitte und Längsschnitte durch den Stamm zeigen »ordnungslos zerstreute« Stränge in den verschiedensten Richtungen durchschnitten; erstere erinnern hierdurch oberflächlich an die Querschnitte monocotyledoner Stämme, unter welchen jedoch nur die der Aroideen mit ordnungslos netzförmiger Bündelverbindung näher verglichen werden können.

Der Bau der **Gunnera**-Arten ist von Reinke[1]) genauer untersucht. Bei G. chilensis Lam. (G. scabra R. P.) tritt aus jedem Cotyledon ein Spurstrang in das kurze hypocotyle Stengelglied; beide vereinigen sich nach senkrechtem Verlaufe zum axilen Wurzelstrang. Auf die Cotyledonen folgt zunächst ein Paar annähernd opponirter und mit jenen decussirter Primordial-Blätter, dann die fernern in spiraliger Stellung, alle durch verschwindend niedrige Internodien von einander getrennt. Von den Primordialblättern treten je 3 im Cotyledonarknoten vereintläufig werdende Stränge in das hypocotyle Glied, hier alterniren die beiden vereintläufigen Spuren mit denen der Cotyledonen, um sich abwärts mit ihnen zum axilen Strang zu vereinigen. Gleich an ihrer Eintrittsstelle in die Stammmitte werden sie untereinander verbunden durch einen der Stengeloberfläche parallelen, horizontalen Strang und durch einen oder wenige die Stammmitte schräg durchziehende. Von letzteren gehen kurze Aeste zu den Cotyledonarsträngen. Aus den auf die 2 primordialen zunächst folgenden Blättern treten auch je drei Stränge in den Stamm ein, aus den successive höhern eine (nicht näher angegebene) grosse Zahl. Jede successive Blattspur verhält sich den ersten in sofern gleich, als sie an der Eintrittsstelle in den Stamm sofort durch Verbindungsstränge nach allen Richtungen mit dem Bündelnetz in Zusammenhang tritt; nur dass sich die Zahl der Stränge jeglicher Art und Richtung in dem Maasse vermehrt, als die 2 mm starke Axe des Keimpflänzchens zu dem 50 mm dicken Knollenstamm erstarkt. Die Entstehung der Stränge aller Kategorien erfolgt annähernd gleichzeitig.

Mit G. chilensis stimmen in Gliederung und Bau überein G. petaloidea, bracteata, insignis, commutata, peltata, manicata. G. perpensa L., an welche sich G. macrophylla anschliesst, hat in ihrem mit etwas mehr gestreckten Internodien versehenen, 1 Ctm. dicken Stamm vorwiegend längsverlaufende Stränge, die meisten zu einem Hohlcylinder-Netze innerhalb der parenchymatischen Aussenrinde vereinigt, mit queren und schrägen das Mark durchziehenden Verbindungssträngen.

In den kurzen Internodien des 2—3 mm dicken, beblätterten Stammes von G. magellanica laufen der Länge nach 3—4 Gefässbündel, welche sowohl direct, durch Convergenz, mit einander zur Bildung spitzer gestreckter Maschen in Verbindung treten, als auch in den Knoten, an den Eintrittsstellen der 3 strängigen Blattspur, durch quere Anastomosen verbunden sind. Die gestreckten Internodien der Stolonen dieser Pflanze haben meist nur ein concav bandförmiges, axiles Bündel; zuweilen spaltet sich dieses streckenweise in 2. Die dünnen Stengel von G. monoica und prorepens endlich zeigen in ihren Internodien

1) Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873, p. 47, Taf. 4—7.

meist zwei, streckenweise zu einem einzigen vereinigte Stränge, in welche die (einstrangigen ?) Blattspuren einlaufen; in den gestreckten Internodien der Stolonen einen axilen Strang.

Bei Primula **Auricula**[1]) vereinigen sich die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen und der ersten Blätter, ziemlich horizontal in die Mitte des Stämmchens einlaufend, zu einem diese durchziehenden axilen Strange. Die von den folgenden Blättern herkommenden Bündel verlaufen im Stengel eine — nicht nach constanter Internodienzahl bestimmte — Strecke weit nebeneinander abwärts, um sich dann miteinander oder mit dem axilen Strang zu vereinigen. Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmässig und schräg in radialem und tangentialem Sinne verlaufende Aeste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkern, weit von einander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Rings sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungszweige. Aehnlich wie Pr. Auricula verhalten sich Pr. Palinuri, calycina, marginata. Andre Primula-Arten, wie Pr. sinensis, spectabilis, elatior, haben einen typisch dicotylen Ring von Bündeln, welche sehr früh durch Zwischenstränge seitlich verschmelzen. Ueber ihren speciellen Verlauf und die Besonderheiten mancher Species, zumal Pr. farinosa vgl. Kamienski's Arbeit.

Bei den **Nymphaeaceen** ist das Gefässbündelsystem des Stammes (Rhizoms) ein meist schwer zu entwirrendes Netz anastomosirender Stränge, von denen die für die Blätter, Wurzeln, Blüthenstiele an bestimmten Orten sich abzweigen und welches bei stärkeren Stämmen, z. B. von Nuphar luteum, innerhalb einer allerdings wohl abgegrenzten Rinde, das ganze Innere des Stammes, auch die Mitte durchzieht. Das Chaotische dieser Structur ist aus Unger's Abbildung[2]) ersichtlich. Nägeli (l. c. 121) versucht die Sache aufzuklären nach Untersuchung schwacher Rhizome von Nymphaea alba. Ich gebe seine Beschreibung hier wieder. Internodien verkürzt. Blätter schraubenständig. Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 3, selten in 4 schon dem blossen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach mit einander verbunden, so dass derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein centraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen lässt.

Aus der Blattbasis treten 5 Stränge in den Stengel ein; 3 davon liegen etwas höher und bilden die eigentliche Blattspur. Ihre Lateralstränge weichen stark auseinander und verflechten sich auf 2 ziemlich diametralen Punkten mit dem netzartigen Kreis, so dass die Spur etwa 180° weit ist. Der Medianstrang verliert sich ebenfalls meist sogleich in dem Netz. Zuweilen jedoch geht er, nachdem er mit anderen Strängen einige Anastomosen gebildet hat, einwärts durch das Mark, um sich mit dem centralen Strang zu vereinigen. An einem Stamm waren es das 8. und 13., an einem andern das 1., 6., 11., 18. und 32. Blatt, deren Medianstränge sich nach dem Centrum wendeten, während diejenigen aller übrigen Blätter in dem äusseren Netz blieben. Beim ersten Beispiel befanden sich das 8. und 13., beim 2ten das 1., 6., 11. und 32. Blatt an der oberen Seite des liegenden Stammes, das 18. an dessen unterer Seite.

Ein selbständiges Fortwachsen des centralen Stranges an seiner Spitze wurde nicht beobachtet; Nägeli hält ihn daher für ein Sympodium von Mediansträngen.

An schwachen Rhizomen von Nuphar pumilum fand ich den Querschnitt der Beschreibung für Nymphaea ähnlich: ein unregelmässiger Ring von 8—12 Bündeln und ein mittlerer, oft sehr excentrischer, manchmal verzweigter, selten einem Querschnitt ganz fehlender Strang. Die Bündel des Ringes bilden ein Netz mit gestreckten Maschen, und zwar

1) Vaupell, Ueber d. peripherische Wachsthum d. dicotyled. Rhizome. Leipzig 1855. — v. Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Diss. Strassburg, 1875.

2) Anat. u. Physiologie, p. 235.

werden die Hauptmaschen von den Strängen der Blattspur begrenzt, zwischen welchen kleinere Stränge, meist etwas mehr in das Mark vorgeschoben, ein irreguläres Maschenwerk bilden. Die Blattspur ist dreisträngig, etwa 120° weit, der Medianstrang gabelt sich im Knoten in 2 stumpfwinkelig divergirende Schenkel, deren jeder mit dem Lateralstrang seiner Seite vereintläufig absteigt. — In die Mittellinie des Stammes sah ich den Medianstrang nie einbiegen, vielmehr hier nur einen unregelmässig hin und her laufenden, hie und da einen Ast abgebenden und mit dem peripherischen Netz anastomosirenden Strang, von dem unter dem Vegetationspunkt eine selbständige Endigung nicht zu finden war. — Ich habe übrigens nur wenige Präparate untersucht und möchte mit vorstehenden Andeutungen auf N. pumilum nur hingewiesen haben als auf ein zur Aufklärung des Stammbaues bei den Nymphaeaceen wohl geeignetes Object.

3. Spurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ring geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonien, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien; ferner der Hauptsache nach wohl auch Nelumbium.

Bei den **Begonien** sind markständige Bündel häufig, Hildebrand[1]) fand sie bei 28 Arten unter 128, beispielsweise bei B. Evansiana, laciniata, Rex, xanthina etc. Nach Hildebrand's Beschreibungen fertiger Zustände (der Verlauf von unten nach oben verfolgt) scheinen es vorwiegend stammeigene zu sein. In den ersten Internodien der Keimpflanze fehlen sie, sie zweigen sich erst in höhern Internodien von denen des Ringes ab. Im Internodium laufen sie parallel-senkrecht, in den Knoten anastomosiren sie mit einander und denen des Ringes; in der Regel tritt keines ohne Verbindung mit anderen durch den Knoten. Bei B. Hügelii, muricata und luxurians sah Hildebrand 1—3 markständige Bündel, ohne vorher mit anderen anastomosirt zu haben, direct in die Mitte des Blattstiels treten, eine Erscheinung, welche seltener auch bei anderen, z. B. B. laciniata vorkommt. Aus dem Geflecht im Knoten gehen Markbündel weiter in das nächsthöhere Internodium und andere Bündel zweigen sich ab, um in den Ring einzutreten. In einigen Stämmen wenden sich einzelne Bündel in successiven Knoten successive ins Mark und wieder in den Ring und endlich in ein Blatt, »jedoch ist dieser ganze Verlauf viel durch Anastomosen undeutlich gemacht.« —

Die vielfach noch bestehenden Unklarheiten haben ihren Grund zum Theil in der Schwierigkeit, den Lauf der Begonienbündel genau zu verfolgen. Dass die markständigen grossentheils stammeigene sind, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass sie, nach Sanio's Untersuchung der B. Evansiana (l. c. 224), später als die des Ringes entstehen.

Aralia racemosa[2]), A. japonica, nicht aber andere Arten, z. B. A. papyrifera, haben innerhalb des typisch dicotylen Ringes einen zweiten, der aus kleinen, entfernt gestellten Bündeln besteht. Ausserdem stehen nach Sanio bei A. racemosa noch einzelne Bündelchen im Mark zerstreut. Im Internodium senkrecht verlaufend, anastomosiren alle diese Markbündel in den Knoten, ohne in Blätter zu treten; ihre Ausbildung erfolgt viel später als die des Ringes. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Vertheilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes, die inneren unregelmässig orientirt. Vgl. § 101.

Im Stengel einiger weniger **Umbelliferen**[3]): Silaus pratensis Bess., Peucedanum Oreoselinum Mch., Opoponax Chironium K., Ferula communis und einer unbestimmten Form vom Taurus sind markständige Bündel innerhalb des Ringes beobachtet; bis 13 bei Silaus, bis 20 bei Opoponax, 82 bei der Pflanze von Taurus (Reichardt) wenigstens 100 im blühbaren Stengel von Ferula communis. Sie sind auf dem Querschnitt über das ganze

1) Anatomische Untersuchungen über die Stämme d. Begoniaceen. Berlin 1859.
2) Sanio, l. c. p. 226.
3) De Candolle, Organographie, I, p. 184, Taf. III. — Jochmann, de Umbelliferarum structura. Vratislav. 1854. — H. W. Reichardt, Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. Bd. XXI. (1856) S. 133.

meist zwei, streckenweise zu einem einzigen vereinigte Stränge, in welche die (einsträngigen ?) Blattspuren einlaufen; in den gestreckten Internodien der Stolonen einen axilen Strang.

Bei Primula **Auricula**[1]) vereinigen sich die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen und der ersten Blätter, ziemlich horizontal in die Mitte des Stämmchens einlaufend, zu einem diese durchziehenden axilen Strange. Die von den folgenden Blättern herkommenden Bündel verlaufen im Stengel eine — nicht nach constanter Internodienzahl bestimmte — Strecke weit nebeneinander abwärts, um sich dann miteinander oder mit dem axilen Strang zu vereinigen. Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmässig und schräg in radialem und tangentialem Sinne verlaufende Aeste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkern, weit von einander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Rings sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungszweige. Aehnlich wie Pr. Auricula verhalten sich Pr. Palinuri, calycina, marginata. Andre Primula-Arten, wie Pr. sinensis, spectabilis, elatior, haben einen typisch dicotylen Ring von Bündeln, welche sehr früh durch Zwischenstränge seitlich verschmelzen. Ueber ihren speciellen Verlauf und die Besonderheiten mancher Species, zumal Pr. farinosa vgl. Kamienski's Arbeit.

Bei den **Nymphaeaceen** ist das Gefässbündelsystem des Stammes (Rhizoms) ein meist schwer zu entwirrendes Netz anastomosirender Stränge, von denen die für die Blätter, Wurzeln, Blüthenstiele an bestimmten Orten sich abzweigen und welches bei stärkeren Stämmen, z. B. von Nuphar luteum, innerhalb einer allerdings wohl abgegrenzten Rinde, das ganze Innere des Stammes, auch die Mitte durchzieht. Das Chaotische dieser Structur ist aus Unger's Abbildung[2]) ersichtlich. Nägeli (l. c. 121) versucht die Sache aufzuklären nach Untersuchung schwacher Rhizome von Nymphaea alba. Ich gebe seine Beschreibung hier wieder. Internodien verkürzt. Blätter schraubenständig. Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 3, selten in 4 schon dem blossen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach mit einander verbunden, so dass derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein centraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen lässt.

Aus der Blattbasis treten 5 Stränge in den Stengel ein; 3 davon liegen etwas höher und bilden die eigentliche Blattspur. Ihre Lateralstränge weichen stark auseinander und verflechten sich auf 2 ziemlich diametralen Punkten mit dem netzartigen Kreis, so dass die Spur etwa 180° weit ist. Der Medianstrang verliert sich ebenfalls meist sogleich in dem Netz. Zuweilen jedoch geht er, nachdem er mit anderen Strängen einige Anastomosen gebildet hat, einwärts durch das Mark, um sich mit dem centralen Strang zu vereinigen. An einem Stamm waren es das 8. und 13., an einem andern das 1., 6., 11., 18. und 32. Blatt, deren Medianstränge sich nach dem Centrum wendeten, während diejenigen aller übrigen Blätter in dem äusseren Netz blieben. Beim ersten Beispiel befanden sich das 8. und 13., beim 2ten das 1., 6., 11. und 32. Blatt an der oberen Seite des liegenden Stammes, das 18. an dessen unterer Seite.

Ein selbständiges Fortwachsen des centralen Stranges an seiner Spitze wurde nicht beobachtet; Nägeli hält ihn daher für ein Sympodium von Mediansträngen.

An schwachen Rhizomen von Nuphar pumilum fand ich den Querschnitt der Beschreibung für Nymphaea ähnlich: ein unregelmässiger Ring von 8—12 Bündeln und ein mittlerer, oft sehr excentrischer, manchmal verzweigter, selten einem Querschnitt ganz fehlender Strang. Die Bündel des Ringes bilden ein Netz mit gestreckten Maschen, und zwar

1) Vaupell, Ueber d. peripherische Wachsthum d. dicotyled. Rhizome. Leipzig 1855. — v. Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Diss. Strassburg, 1875.

2) Anat. u. Physiologie, p. 225.

werden die Hauptmaschen von den Strängen der Blattspur begrenzt, zwischen welchen kleinere Stränge, meist etwas mehr in das Mark vorgeschoben, ein irreguläres Maschenwerk bilden. Die Blattspur ist dreisträngig, etwa 120° weit, der Medianstrang gabelt sich im Knoten in 2 stumpfwinkelig divergirende Schenkel, deren jeder mit dem Lateralstrang seiner Seite vereintläufig absteigt. — In die Mittellinie des Stammes sah ich den Medianstrang nie einbiegen, vielmehr hier nur einen unregelmässig hin und her laufenden, hie und da einen Ast abgebenden und mit dem peripherischen Netz anastomosirenden Strang, von dem unter dem Vegetationspunkt eine selbständige Endigung nicht zu finden war. — Ich habe übrigens nur wenige Präparate untersucht und möchte mit vorstehenden Andeutungen auf N. pumilum nur hingewiesen haben als auf ein zur Aufklärung des Stammbaues bei den Nymphaeaceen wohl geeignetes Object.

3. Spurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ring geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonien, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien; ferner der Hauptsache nach wohl auch Nelumbium.

Bei den **Begonien** sind markständige Bündel häufig, Hildebrand[1]) fand sie bei 28 Arten unter 128, beispielsweise bei B. Evansiana, laciniata, Rex, xanthina etc. Nach Hildebrand's Beschreibungen fertiger Zustände (der Verlauf von unten nach oben verfolgt) scheinen es vorwiegend stammeigene zu sein. In den ersten Internodien der Keimpflanze fehlen sie, sie zweigen sich erst in höhern Internodien von denen des Ringes ab. Im Internodium laufen sie parallel-senkrecht, in den Knoten anastomosiren sie mit einander und denen des Ringes; in der Regel tritt keines ohne Verbindung mit anderen durch den Knoten. Bei B. Hügelij, muricata und luxurians sah Hildebrand 1—3 markständige Bündel, ohne vorher mit anderen anastomosirt zu haben, direct in die Mitte des Blattstiels treten, eine Erscheinung, welche seltener auch bei anderen, z. B. B. laciniata vorkommt. Aus dem Geflecht im Knoten gehen Markbündel weiter in das nächsthöhere Internodium und andere Bündel zweigen sich ab, um in den Ring einzutreten. In einigen Stämmen wenden sich einzelne Bündel in successiven Knoten successive ins Mark und wieder in den Ring und endlich in ein Blatt, »jedoch ist dieser ganze Verlauf viel durch Anastomosen undeutlich gemacht.« —

Die vielfach noch bestehenden Unklarheiten haben ihren Grund zum Theil in der Schwierigkeit, den Lauf der Begonienbündel genau zu verfolgen. Dass die markständigen grossentheils stammeigene sind, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass sie, nach Sanio's Untersuchung der B. Evansiana (l. c. 224), später als die des Ringes entstehen.

Aralia racemosa[2]), A. japonica, nicht aber andere Arten, z. B. A. papyrifera, haben innerhalb des typisch dicotylen Ringes einen zweiten, der aus kleinen, entfernt gestellten Bündeln besteht. Ausserdem stehen nach Sanio bei A. racemosa noch einzelne Bündelchen im Mark zerstreut. Im Internodium senkrecht verlaufend, anastomosiren alle diese Markbündel in den Knoten, ohne in Blätter zu treten; ihre Ausbildung erfolgt viel später als die des Ringes. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Vertheilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes, die inneren unregelmässig orientirt. Vgl. § 101.

Im Stengel einiger weniger **Umbelliferen**[3]): Silaus pratensis Bess., Peucedanum Oreoselinum Mch., Opoponax Chironium K., Ferula communis und einer unbestimmten Form vom Taurus sind markständige Bündel innerhalb des Ringes beobachtet; bis 13 bei Silaus, bis 20 bei Opoponax, 82 bei der Pflanze von Taurus (Reichardt) wenigstens 100 im blühbaren Stengel von Ferula communis. Sie sind auf dem Querschnitt über das ganze

---

1) Anatomische Untersuchungen über die Stämme d. Begoniaceen. Berlin 1859.

2) Sanio, l. c. p. 226.

3) De Candolle, Organographie, I, p. 184, Taf. III. — Jochmann, de Umbelliferarum structura. Vratislav. 1854. — H. W. Reichardt, Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. Bd. XXI. (1856) S. 133.

meist zwei, streckenweise zu einem einzigen vereinigte Stränge, in welche die (einsträngigen ?) Blattspuren einlaufen; in den gestreckten Internodien der Stolonen einen axilen Strang.

Bei Primula **Auricula**[1]) vereinigen sich die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen und der ersten Blätter, ziemlich horizontal in die Mitte des Stämmchens einlaufend, zu einem diese durchziehenden axilen Strange. Die von den folgenden Blättern herkommenden Bündel verlaufen im Stengel eine — nicht nach constanter Internodienzahl bestimmte — Strecke weit nebeneinander abwärts, um sich dann miteinander oder mit dem axilen Strang zu vereinigen. Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein-Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmässig und schräg in radialem und tangentialem Sinne verlaufende Aeste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkern, weit von einander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Rings sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungszweige. Aehnlich wie Pr. Auricula verhalten sich Pr. Palinuri, calycina, marginata. Andre Primula-Arten, wie Pr. sinensis, spectabilis, elatior, haben einen typisch dicotylen Ring von Bündeln, welche sehr früh durch Zwischenstränge seitlich verschmelzen. Ueber ihren speciellen Verlauf und die Besonderheiten mancher Species, zumal Pr. farinosa vgl. Kamienski's Arbeit.

Bei den **Nymphaeaceen** ist das Gefässbündelsystem des Stammes (Rhizoms) ein meist schwer zu entwirrendes Netz anastomosirender Stränge, von denen die für die Blätter, Wurzeln, Blüthenstiele an bestimmten Orten sich abzweigen und welches bei stärkeren Stämmen, z. B. von Nuphar luteum, innerhalb einer allerdings wohl abgegrenzten Rinde, das ganze Innere des Stammes, auch die Mitte durchzieht. Das Chaotische dieser Structur ist aus Unger's Abbildung [2]) ersichtlich. Nägeli (l. c. 121) versucht die Sache aufzuklären nach Untersuchung schwacher Rhizome von Nymphaea alba. Ich gebe seine Beschreibung hier wieder. Internodien verkürzt. Blätter schraubenständig. Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 3, selten in 4 schon dem blossen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach mit einander verbunden, so dass derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein centraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen lässt.

Aus der Blattbasis treten 5 Stränge in den Stengel ein; 3 davon liegen etwas höher und bilden die eigentliche Blattspur. Ihre Lateralstränge weichen stark auseinander und verflechten sich auf 2 ziemlich diametralen Punkten mit dem netzartigen Kreis, so dass die Spur etwa 180° weit ist. Der Medianstrang verliert sich ebenfalls meist sogleich in dem Netz. Zuweilen jedoch geht er, nachdem er mit anderen Strängen einige Anastomosen gebildet hat, einwärts durch das Mark, um sich mit dem centralen Strang zu vereinigen. An einem Stamm waren es das 8. und 13., an einem andern das 1., 6., 11., 18. und 32. Blatt, deren Medianstränge sich nach dem Centrum wendeten, während diejenigen aller übrigen Blätter in dem äusseren Netz blieben. Beim ersten Beispiel befanden sich das 8 und 13., beim 2ten das 1., 6., 11. und 32. Blatt an der oberen Seite des liegenden Stammes, das 18. an dessen unterer Seite.

Ein selbständiges Fortwachsen des centralen Stranges an seiner Spitze wurde nicht beobachtet; Nägeli hält ihn daher für ein Sympodium von Mediansträngen.

An schwachen Rhizomen von Nuphar pumilum fand ich den Querschnitt der Beschreibung für Nymphaea ähnlich: ein unregelmässiger Ring von 8—12 Bündeln und ein mittlerer, oft sehr excentrischer, manchmal verzweigter, selten einem Querschnitt ganz fehlender Strang. Die Bündel des Ringes bilden ein Netz mit gestreckten Maschen, und zwar

1) Vaupell, Ueber d. peripherische Wachsthum d. dicotyled. Rhizome. Leipzig 1855. — v. Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Diss. Strassburg, 1875.

2) Anat. u. Physiologie, p. 235.

werden die Hauptmaschen von den Strängen der Blattspur begrenzt, zwischen welchen kleinere Stränge, meist etwas mehr in das Mark vorgeschoben, ein irreguläres Maschenwerk bilden. Die Blattspur ist dreisträngig, etwa 120° weit, der Medianstrang gabelt sich im Knoten in 2 stumpfwinkelig divergirende Schenkel, deren jeder mit dem Lateralstrang seiner Seite vereintläufig absteigt. — In die Mittellinie des Stammes sah ich den Medianstrang nie einbiegen, vielmehr hier nur einen unregelmässig hin und her laufenden, hie und da einen Ast abgebenden und mit dem peripherischen Netz anastomosirenden Strang, von dem unter dem Vegetationspunkt eine selbständige Endigung nicht zu finden war. — Ich habe übrigens nur wenige Präparate untersucht und möchte mit vorstehenden Andeutungen auf N. pumilum nur hingewiesen haben als auf ein zur Aufklärung des Stammbaues bei den Nymphaeaceen wohl geeignetes Object.

3. Spurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ring geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonien, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien; ferner der Hauptsache nach wohl auch Nelumbium.

Bei den **Begonien** sind markständige Bündel häufig, Hildebrand[1]) fand sie bei 28 Arten unter 128, beispielsweise bei B. Evansiana, laciniata, Rex, xanthina etc. Nach Hildebrand's Beschreibungen fertiger Zustände (der Verlauf von unten nach oben verfolgt) scheinen es vorwiegend stammeigene zu sein. In den ersten Internodien der Keimpflanze fehlen sie, sie zweigen sich erst in höhern Internodien von denen des Ringes ab. Im Internodium laufen sie parallel-senkrecht, in den Knoten anastomosiren sie mit einander und denen des Ringes; in der Regel tritt keines ohne Verbindung mit anderen durch den Knoten. Bei B. Hügelii, muricata und luxurians sah Hildebrand 1—8 markständige Bündel, ohne vorher mit anderen anastomosirt zu haben, direct in die Mitte des Blattstiels treten, eine Erscheinung, welche seltener auch bei anderen, z. B. B. laciniata vorkommt. Aus dem Geflecht im Knoten gehen Markbündel weiter in das nächsthöhere Internodium und andere Bündel zweigen sich ab, um in den Ring einzutreten. In einigen Stämmen wenden sich einzelne Bündel in successiven Knoten successive ins Mark und wieder in den Ring und endlich in ein Blatt, »jedoch ist dieser ganze Verlauf viel durch Anastomosen undeutlich gemacht.« —

Die vielfach noch bestehenden Unklarheiten haben ihren Grund zum Theil in der Schwierigkeit, den Lauf der Begonienbündel genau zu verfolgen. Dass die markständigen grossentheils stammeigene sind, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass sie, nach Sanio's Untersuchung der B. Evansiana (l. c. 224), später als die des Ringes entstehen.

Aralia racemosa[2]), A. japonica, nicht aber andere Arten, z. B. A. papyrifera, haben innerhalb des typisch dicotylen Ringes einen zweiten, der aus kleinen, entfernt gestellten Bündeln besteht. Ausserdem stehen nach Sanio bei A. racemosa noch einzelne Bündelchen im Mark zerstreut. Im Internodium senkrecht verlaufend, anastomosiren alle diese Markbündel in den Knoten, ohne in Blätter zu treten; ihre Ausbildung erfolgt viel später als die des Ringes. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Vertheilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes, die inneren unregelmässig orientirt. Vgl. § 101.

Im Stengel einiger weniger **Umbelliferen**[3]): Silaus pratensis Bess., Peucedanum Oreoselinum Mch., Opoponax Chironium K., Ferula communis und einer unbestimmten Form vom Taurus sind markständige Bündel innerhalb des Ringes beobachtet; bis 13 bei Silaus, bis 20 bei Opoponax, 82 bei der Pflanze von Taurus (Reichardt) wenigstens 100 im blühbaren Stengel von Ferula communis. Sie sind auf dem Querschnitt über das ganze

---

1) Anatomische Untersuchungen über die Stämme d. Begoniaceen. Berlin 1859.

2) Sanio, l. c. p. 226.

3) De Candolle, Organographie, I, p. 181, Taf. III. — Jochmann, de Umbelliferarum structura. Vratislav. 1854. — H. W. Reichardt, Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. Bd. XXI. (1856) S. 133.

meist zwei, streckenweise zu einem einzigen vereinigte Stränge, in welche die (einsträngigen?) Blattspuren einlaufen; in den gestreckten Internodien der Stolonen einen axilen Strang.

Bei **Primula Auricula**[1]) vereinigen sich die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen und der ersten Blätter, ziemlich horizontal in die Mitte des Stämmchens einlaufend, zu einem diese durchziehenden axilen Strange. Die von den folgenden Blättern herkommenden Bündel verlaufen im Stengel eine — nicht nach constanter Internodienzahl bestimmte — Strecke weit nebeneinander abwärts, um sich dann miteinander oder mit dem axilen Strang zu vereinigen. Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmässig und schräg in radialem und tangentialem Sinne verlaufende Aeste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkern, weit von einander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Rings sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungszweige. Aehnlich wie Pr. Auricula verhalten sich Pr. Palinuri, calycina, marginata. Andre Primula-Arten, wie Pr. sinensis, spectabilis, elatior, haben einen typisch dicotylen Ring von Bündeln, welche sehr früh durch Zwischenstränge seitlich verschmelzen. Ueber ihren speciellen Verlauf und die Besonderheiten mancher Species, zumal Pr. farinosa vgl. Kamienski's Arbeit.

Bei den **Nymphaeaceen** ist das Gefässbündelsystem des Stammes (Rhizoms) ein meist schwer zu entwirrendes Netz anastomosirender Stränge, von denen die für die Blätter, Wurzeln, Blüthenstiele an bestimmten Orten sich abzweigen und welches bei stärkeren Stämmen, z. B. von Nuphar luteum, innerhalb einer allerdings wohl abgegrenzten Rinde, das ganze Innere des Stammes, auch die Mitte durchzieht. Das Chaotische dieser Structur ist aus Unger's Abbildung[2]) ersichtlich. Nägeli (l. c. 121) versucht die Sache aufzuklären nach Untersuchung schwacher Rhizome von Nymphaea alba. Ich gebe seine Beschreibung hier wieder. Internodien verkürzt. Blätter schraubenständig. Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 3, selten in 4 schon dem blossen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach mit einander verbunden, so dass derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein centraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen lässt.

Aus der Blattbasis treten 5 Stränge in den Stengel ein; 3 davon liegen etwas höher und bilden die eigentliche Blattspur. Ihre Lateralstränge weichen stark auseinander und verflechten sich auf 2 ziemlich diametralen Punkten mit dem netzartigen Kreis, so dass die Spur etwa 180⁰ weit ist. Der Medianstrang verliert sich ebenfalls meist sogleich in dem Netz. Zuweilen jedoch geht er, nachdem er mit anderen Strängen einige Anastomosen gebildet hat, einwärts durch das Mark, um sich mit dem centralen Strang zu vereinigen. An einem Stamm waren es das 8. und 13., an einem andern das 1., 6., 11., 18. und 32. Blatt, deren Medianstränge sich nach dem Centrum wendeten, während diejenigen aller übrigen Blätter in dem äusseren Netz blieben. Beim ersten Beispiel befanden sich das 8 und 13., beim 2ten das 1., 6., 11. und 32. Blatt an der oberen Seite des liegenden Stammes, das 18. an dessen unterer Seite.

Ein selbständiges Fortwachsen des centralen Stranges an seiner Spitze wurde nicht beobachtet; Nägeli hält ihn daher für ein Sympodium von Mediansträngen.

An schwachen Rhizomen von Nuphar pumilum fand ich den Querschnitt der Beschreibung für Nymphaea ähnlich: ein unregelmässiger Ring von 8—12 Bündeln und ein mittlerer, oft sehr excentrischer, manchmal verzweigter, selten einem Querschnitt ganz fehlender Strang. Die Bündel des Ringes bilden ein Netz mit gestreckten Maschen, und zwar

1) Vaupell, Ueber d. peripherische Wachsthum d. dicotyled. Rhizome. Leipzig 1855. — v. Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Diss. Strassburg, 1875.

2) Anat. u. Physiologie, p. 235.

werden die Hauptmaschen von den Strängen der Blattspur begrenzt, zwischen welchen kleinere Stränge, meist etwas mehr in das Mark vorgeschoben, ein irreguläres Maschenwerk bilden. Die Blattspur ist dreisträngig, etwa 120° weit, der Medianstrang gabelt sich im Knoten in 2 stumpfwinkelig divergirende Schenkel, deren jeder mit dem Lateralstrang seiner Seite vereintläufig absteigt. — In die Mittellinie des Stammes sah ich den Medianstrang nie einbiegen, vielmehr hier nur einen unregelmässig hin und her laufenden, hie und da einen Ast abgebenden und mit dem peripherischen Netz anastomosirenden Strang, von dem unter dem Vegetationspunkt eine selbständige Endigung nicht zu finden war. — Ich habe übrigens nur wenige Präparate untersucht und möchte mit vorstehenden Andeutungen auf N. pumilum nur hingewiesen haben als auf ein zur Aufklärung des Stammbaues bei den Nymphaeaceen wohl geeignetes Object.

3. Spurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ring geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonien, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien; ferner der Hauptsache nach wohl auch Nelumbium.

Bei den **Begonien** sind markständige Bündel häufig, Hildebrand[1]) fand sie bei 28 Arten unter 128, beispielsweise bei B. Evansiana, laciniata, Rex, xanthina etc. Nach Hildebrand's Beschreibungen fertiger Zustände (der Verlauf von unten nach oben verfolgt) scheinen es vorwiegend stammeigene zu sein. In den ersten Internodien der Keimpflanze fehlen sie, sie zweigen sich erst in höhern Internodien von denen des Ringes ab. Im Internodium laufen sie parallel-senkrecht, in den Knoten anastomosiren sie mit einander und denen des Ringes; in der Regel tritt keines ohne Verbindung mit anderen durch den Knoten. Bei B. Hügelii, muricata und luxurians sah Hildebrand 1—3 markständige Bündel, ohne vorher mit anderen anastomosirt zu haben, direct in die Mitte des Blattstiels treten, eine Erscheinung, welche seltener auch bei anderen, z. B. B. laciniata vorkommt. Aus dem Geflecht im Knoten gehen Markbündel weiter in das nächsthöhere Internodium und andere Bündel zweigen sich ab, um in den Ring einzutreten. In einigen Stämmen wenden sich einzelne Bündel in successiven Knoten successive ins Mark und wieder in den Ring und endlich in ein Blatt, »jedoch ist dieser ganze Verlauf viel durch Anastomosen undeutlich gemacht.« —

Die vielfach noch bestehenden Unklarheiten haben ihren Grund zum Theil in der Schwierigkeit, den Lauf der Begonienbündel genau zu verfolgen. Dass die markständigen grossentheils stammeigene sind, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass sie, nach Sanio's Untersuchung der B. Evansiana (l. c. 224), später als die des Ringes entstehen.

Aralia racemosa[2]), A. japonica, nicht aber andere Arten, z. B. A. papyrifera, haben innerhalb des typisch dicotylen Ringes einen zweiten, der aus kleinen, entfernt gestellten Bündeln besteht. Ausserdem stehen nach Sanio bei A. racemosa noch einzelne Bündelchen im Mark zerstreut. Im Internodium senkrecht verlaufend, anastomosiren alle diese Markbündel in den Knoten, ohne in Blätter zu treten; ihre Ausbildung erfolgt viel später als die des Ringes. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Vertheilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes, die inneren unregelmässig orientirt. Vgl. § 104.

Im Stengel einiger weniger **Umbelliferen**[3]): Silaus pratensis Bess., Peucedanum Oreoselinum Mch., Opoponax Chironium K., Ferula communis und einer unbestimmten Form vom Taurus sind markständige Bündel innerhalb des Ringes beobachtet; bis 18 bei Silaus, bis 20 bei Opoponax, 82 bei der Pflanze von Taurus (Reichardt) wenigstens 100 im blühbaren Stengel von Ferula communis. Sie sind auf dem Querschnitt über das ganze

1) Anatomische Untersuchungen über die Stämme d. Begoniaceen. Berlin 1859.

2) Sanio, l. c. p. 226.

3) De Candolle, Organographie, I, p. 184, Taf. III. — Jochmann, de Umbelliferarum structura. Vratislav. 1854. — H. W. Reichardt, Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. Bd. XXI. (1856) S. 133.

meist zwei, streckenweise zu einem einzigen vereinigte Stränge, in welche die (einstrangigen ?) Blattspuren einlaufen; in den gestreckten Internodien der Stolonen einen axilen Strang.

Bei Primula **Auricula**[1]) vereinigen sich die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen und der ersten Blätter, ziemlich horizontal in die Mitte des Stämmchens einlaufend, zu einem diese durchziehenden axilen Strange. Die von den folgenden Blättern herkommenden Bündel verlaufen im Stengel eine — nicht nach constanter Internodienzahl bestimmte — Strecke weit nebeneinander abwärts, um sich dann miteinander oder mit dem axilen Strang zu vereinigen. Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmässig und schräg in radialem und tangentialem Sinne verlaufende Aeste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkern, weit von einander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Rings sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungszweige. Aehnlich wie Pr. Auricula verhalten sich Pr. Palinuri, calycina, marginata. Andre Primula-Arten, wie Pr. sinensis, spectabilis, elatior, haben einen typisch dicotylen Ring von Bündeln, welche sehr früh durch Zwischenstränge seitlich verschmelzen. Ueber ihren speciellen Verlauf und die Besonderheiten mancher Species, zumal Pr. farinosa vgl. Kamienski's Arbeit.

Bei den **Nymphaeaceen** ist das Gefässbündelsystem des Stammes (Rhizoms) ein meist schwer zu entwirrendes Netz anastomosirender Stränge, von denen die für die Blätter, Wurzeln, Blüthenstiele an bestimmten Orten sich abzweigen und welches bei stärkeren Stämmen, z. B. von Nuphar luteum, innerhalb einer allerdings wohl abgegrenzten Rinde, das ganze Innere des Stammes, auch die Mitte durchzieht. Das Chaotische dieser Structur ist aus Unger's Abbildung[2]) ersichtlich. Nägeli (l. c. 121) versucht die Sache aufzuklären nach Untersuchung schwacher Rhizome von Nymphaea alba. Ich gebe seine Beschreibung hier wieder. Internodien verkürzt. Blätter schraubenständig. Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 3, selten in 4 schon dem blossen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach mit einander verbunden, so dass derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein centraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen lässt.

Aus der Blattbasis treten 5 Stränge in den Stengel ein; 3 davon liegen etwas höher und bilden die eigentliche Blattspur. Ihre Lateralstränge weichen stark auseinander und verflechten sich auf 2 ziemlich diametralen Punkten mit dem netzartigen Kreis, so dass die Spur etwa 180° weit ist. Der Medianstrang verliert sich ebenfalls meist sogleich in dem Netz. Zuweilen jedoch geht er, nachdem er mit anderen Strängen einige Anastomosen gebildet hat, einwärts durch das Mark, um sich mit dem centralen Strang zu vereinigen. An einem Stamm waren es das 8. und 13., an einem andern das 1., 6., 11., 18. und 32. Blatt, deren Medianstränge sich nach dem Centrum wendeten, während diejenigen aller übrigen Blätter in dem äusseren Netz blieben. Beim ersten Beispiel befanden sich das 8 und 13., beim 2ten das 1., 6., 11. und 32. Blatt an der oberen Seite des liegenden Stammes, das 18. an dessen unterer Seite.

Ein selbständiges Fortwachsen des centralen Stranges an seiner Spitze wurde nicht beobachtet; Nägeli hält ihn daher für ein Sympodium von Mediansträngen.

An schwachen Rhizomen von Nuphar pumilum fand ich den Querschnitt der Beschreibung für Nymphaea ähnlich: ein unregelmässiger Ring von 8—12 Bündeln und ein mittlerer, oft sehr excentrischer, manchmal verzweigter, selten einem Querschnitt ganz fehlender Strang. Die Bündel des Ringes bilden ein Netz mit gestreckten Maschen, und zwar

1) Vaupell, Ueber d. peripherische Wachsthum d. dicotyled. Rhizome. Leipzig 1855. — v. Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Diss. Strassburg, 1875.

2) Anat. u. Physiologie, p. 235.

werden die Hauptmaschen von den Strängen der Blattspur begrenzt, zwischen welchen kleinere Stränge, meist etwas mehr in das Mark vorgeschoben, ein irreguläres Maschenwerk bilden. Die Blattspur ist dreisträngig, etwa 120° weit, der Medianstrang gabelt sich im Knoten in 2 stumpfwinkelig divergirende Schenkel, deren jeder mit dem Lateralstrang seiner Seite vereintläufig absteigt. — In die Mittellinie des Stammes sah ich den Medianstrang nie einbiegen, vielmehr hier nur einen unregelmässig hin und her laufenden, hie und da einen Ast abgebenden und mit dem peripherischen Netz anastomosirenden Strang, von dem unter dem Vegetationspunkt eine selbständige Endigung nicht zu finden war. — Ich habe übrigens nur wenige Präparate untersucht und möchte mit vorstehenden Andeutungen auf N. pumilum nur hingewiesen haben als auf ein zur Aufklärung des Stammbaues bei den Nymphaeaceen wohl geeignetes Object.

3. Spurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ring geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonien, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien; ferner der Hauptsache nach wohl auch Nelumbium.

Bei den **Begonien** sind markständige Bündel häufig, Hildebrand[1]) fand sie bei 28 Arten unter 128, beispielsweise bei B. Evansiana, laciniata, Rex, xanthina etc. Nach Hildebrand's Beschreibungen fertiger Zustände (der Verlauf von unten nach oben verfolgt) scheinen es vorwiegend stammeigene zu sein. In den ersten Internodien der Keimpflanze fehlen sie, sie zweigen sich erst in höhern Internodien von denen des Ringes ab. Im Internodium laufen sie parallel-senkrecht, in den Knoten anastomosiren sie mit einander und denen des Ringes; in der Regel tritt keines ohne Verbindung mit anderen durch den Knoten. Bei B. Hügelii, muricata und luxurians sah Hildebrand 1—3 markständige Bündel, ohne vorher mit anderen anastomosirt zu haben, direct in die Mitte des Blattstiels treten, eine Erscheinung, welche seltener auch bei anderen, z. B. B. laciniata vorkommt. Aus dem Geflecht im Knoten gehen Markbündel weiter in das nächsthöhere Internodium und andere Bündel zweigen sich ab, um in den Ring einzutreten. In einigen Stämmen wenden sich einzelne Bündel in successiven Knoten successive ins Mark und wieder in den Ring und endlich in ein Blatt, »jedoch ist dieser ganze Verlauf viel durch Anastomosen undeutlich gemacht.« —

Die vielfach noch bestehenden Unklarheiten haben ihren Grund zum Theil in der Schwierigkeit, den Lauf der Begonienbündel genau zu verfolgen. Dass die markständigen grossentheils stammeigene sind, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass sie, nach Sanio's Untersuchung der B. Evansiana (l. c. 224), später als die des Ringes entstehen.

Aralia racemosa[2]), A. japonica, nicht aber andere Arten, z. B. A. papyrifera, haben innerhalb des typisch dicotylen Ringes einen zweiten, der aus kleinen, entfernt gestellten Bündeln besteht. Ausserdem stehen nach Sanio bei A. racemosa noch einzelne Bündelchen im Mark zerstreut. Im Internodium senkrecht verlaufend, anastomosiren alle diese Markbündel in den Knoten, ohne in Blätter zu treten; ihre Ausbildung erfolgt viel später als die des Ringes. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Vertheilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes, die inneren unregelmässig orientirt. Vgl. § 101.

Im Stengel einiger weniger **Umbelliferen**[3]): Silaus pratensis Bess., Peucedanum Oreoselinum Mch., Opoponax Chironium K., Ferula communis und einer unbestimmten Form vom Taurus sind markständige Bündel innerhalb des Ringes beobachtet; bis 13 bei Silaus, bis 20 bei Opoponax, 82 bei der Pflanze von Taurus (Reichardt) wenigstens 100 im blühbaren Stengel von Ferula communis. Sie sind auf dem Querschnitt über das ganze

---

1) Anatomische Untersuchungen über die Stämme d. Begoniaceen. Berlin 1859.
2) Sanio, l. c. p. 226.
3) De Candolle, Organographie, I, p. 184, Taf. III. — Jochmann, de Umbelliferarum structura. Vratislav. 1854. — H. W. Reichardt, Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. Bd. XXI. (1856) S. 133.

meist zwei, streckenweise zu einem einzigen vereinigte Stränge, in welche die (einsträngigen ?) Blattspuren einlaufen; in den gestreckten Internodien der Stolonen einen axilen Strang.

Bei Primula **Auricula**[1]) vereinigen sich die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen und der ersten Blätter, ziemlich horizontal in die Mitte des Stämmchens einlaufend, zu einem diese durchziehenden axilen Strange. Die von den folgenden Blättern herkommenden Bündel verlaufen im Stengel eine — nicht nach constanter Internodienzahl bestimmte — Strecke weit nebeneinander abwärts, um sich dann miteinander oder mit dem axilen Strang zu vereinigen. Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmässig und schräg in radialem und tangentialem Sinne verlaufende Aeste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkern, weit von einander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Rings sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungszweige. Aehnlich wie Pr. Auricula verhalten sich Pr. Palinuri, calycina, marginata. Andre Primula-Arten, wie Pr. sinensis, spectabilis, elatior, haben einen typisch dicotylen Ring von Bündeln, welche sehr früh durch Zwischenstränge seitlich verschmelzen. Ueber ihren speciellen Verlauf und die Besonderheiten mancher Species, zumal Pr. farinosa vgl. Kamienski's Arbeit.

Bei den **Nymphaeaceen** ist das Gefässbündelsystem des Stammes (Rhizoms) ein meist schwer zu entwirrendes Netz anastomosirender Stränge, von denen die für die Blätter, Wurzeln, Blüthenstiele an bestimmten Orten sich abzweigen und welches bei stärkeren Stämmen, z. B. von Nuphar luteum, innerhalb einer allerdings wohl abgegrenzten Rinde, das ganze Innere des Stammes, auch die Mitte durchzieht. Das Chaotische dieser Structur ist aus Unger's Abbildung[2]) ersichtlich. Nägeli (l. c. 121) versucht die Sache aufzuklären nach Untersuchung schwacher Rhizome von Nymphaea alba. Ich gebe seine Beschreibung hier wieder. Internodien verkürzt. Blätter schraubenständig. Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 8, selten in 4 schon dem blossen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach mit einander verbunden, so dass derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein centraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen lässt.

Aus der Blattbasis treten 5 Stränge in den Stengel ein; 3 davon liegen etwas höher und bilden die eigentliche Blattspur. Ihre Lateralstränge weichen stark auseinander und verflechten sich auf 2 ziemlich diametralen Punkten mit dem netzartigen Kreis, so dass die Spur etwa 180° weit ist. Der Medianstrang verliert sich ebenfalls meist sogleich in dem Netz. Zuweilen jedoch geht er, nachdem er mit anderen Strängen einige Anastomosen gebildet hat, einwärts durch das Mark, um sich mit dem centralen Strang zu vereinigen. An einem Stamm waren es das 8. und 13., an einem andern das 1., 6., 11., 18. und 32. Blatt, deren Medianstränge sich nach dem Centrum wendeten, während diejenigen aller übrigen Blätter in dem äusseren Netz blieben. Beim ersten Beispiel befanden sich das 8. und 13., beim 2ten das 1., 6., 11. und 32. Blatt an der oberen Seite des liegenden Stammes, das 18. an dessen unterer Seite.

Ein selbständiges Fortwachsen des centralen Stranges an seiner Spitze wurde nicht beobachtet; Nägeli hält ihn daher für ein Sympodium von Mediansträngen.

An schwachen Rhizomen von Nuphar pumilum fand ich den Querschnitt der Beschreibung für Nymphaea ähnlich: ein unregelmässiger Ring von 8—12 Bündeln und ein mittlerer, oft sehr excentrischer, manchmal verzweigter, selten einem Querschnitt ganz fehlender Strang. Die Bündel des Ringes bilden ein Netz mit gestreckten Maschen, und zwar

1) Vaupell, Ueber d. peripherische Wachsthum d. dicotyled. Rhizome. Leipzig 1855. — v. Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Diss. Strassburg, 1875.

2) Anat. u. Physiologie, p. 235.

werden die Hauptmaschen von den Strängen der Blattspur begrenzt, zwischen welchen kleinere Stränge, meist etwas mehr in das Mark vorgeschoben, ein irreguläres Maschenwerk bilden. Die Blattspur ist dreisträngig, etwa 120° weit, der Medianstrang gabelt sich im Knoten in 2 stumpfwinkelig divergirende Schenkel, deren jeder mit dem Lateralstrang seiner Seite vereintläufig absteigt. — In die Mittellinie des Stammes sah ich den Medianstrang nie einbiegen, vielmehr hier nur einen unregelmässig hin und her laufenden, hie und da einen Ast abgebenden und mit dem peripherischen Netz anastomosirenden Strang, von dem unter dem Vegetationspunkt eine selbständige Endigung nicht zu finden war. — Ich habe übrigens nur wenige Präparate untersucht und möchte mit vorstehenden Andeutungen auf N. pumilum nur hingewiesen haben als auf ein zur Aufklärung des Stammbaues bei den Nymphaeaceen wohl geeignetes Object.

3. Spurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ring geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonien, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien; ferner der Hauptsache nach wohl auch Nelumbium.

Bei den **Begonien** sind markständige Bündel häufig, Hildebrand[1]) fand sie bei 28 Arten unter 128, beispielsweise bei B. Evansiana, laciniata, Rex, xanthina etc. Nach Hildebrand's Beschreibungen fertiger Zustände (der Verlauf von unten nach oben verfolgt) scheinen es vorwiegend stammeigene zu sein. In den ersten Internodien der Keimpflanze fehlen sie, sie zweigen sich erst in höhern Internodien von denen des Ringes ab. Im Internodium laufen sie parallel-senkrecht, in den Knoten anastomosiren sie mit einander und denen des Ringes; in der Regel tritt keines ohne Verbindung mit anderen durch den Knoten. Bei B. Hügelij, muricata und luxurians sah Hildebrand 1—3 markständige Bündel, ohne vorher mit anderen anastomosirt zu haben, direct in die Mitte des Blattstiels treten, eine Erscheinung, welche seltener auch bei anderen, z. B. B. laciniata vorkommt. Aus dem Geflecht im Knoten gehen Markbündel weiter in das nächsthöhere Internodium und andere Bündel zweigen sich ab, um in den Ring einzutreten. In einigen Stämmen wenden sich einzelne Bündel in successiven Knoten successive ins Mark und wieder in den Ring und endlich in ein Blatt, »jedoch ist dieser ganze Verlauf viel durch Anastomosen undeutlich gemacht.« —

Die vielfach noch bestehenden Unklarheiten haben ihren Grund zum Theil in der Schwierigkeit, den Lauf der Begonienbündel genau zu verfolgen. Dass die markständigen grossentheils stammeigene sind, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass sie, nach Sanio's Untersuchung der B. Evansiana (l. c. 224), später als die des Ringes entstehen.

Aralia racemosa[2]), A. japonica, nicht aber andere Arten, z. B. A. papyrifera, haben innerhalb des typisch dicotylen Ringes einen zweiten, der aus kleinen, entfernt gestellten Bündeln besteht. Ausserdem stehen nach Sanio bei A. racemosa noch einzelne Bündelchen im Mark zerstreut. Im Internodium senkrecht verlaufend, anastomosiren alle diese Markbündel in den Knoten, ohne in Blätter zu treten; ihre Ausbildung erfolgt viel später als die des Ringes. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Vertheilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes, die inneren unregelmässig orientirt. Vgl. § 101.

Im Stengel einiger weniger **Umbelliferen**[3]): Silaus pratensis Bess., Peucedanum Oreoselinum Mch., Opoponax Chironium K., Ferula communis und einer unbestimmten Form vom Taurus sind markständige Bündel innerhalb des Ringes beobachtet; bis 13 bei Silaus, bis 20 bei Opoponax, 82 bei der Pflanze von Taurus (Reichardt) wenigstens 100 im blühbaren Stengel von Ferula communis. Sie sind auf dem Querschnitt über das ganze

1) Anatomische Untersuchungen über die Stämme d. Begoniaceen. Berlin 1859.

2) Sanio, l. c. p. 226.

3) De Candolle, Organographie, I, p. 184, Taf. III. — Jochmann, de Umbelliferarum structura. Vratislav. 1854. — H. W. Reichardt, Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. Bd. XXI. (1856) S. 133.

meist zwei, streckenweise zu einem einzigen vereinigte Stränge, in welche die (einsträngigen?) Blattspuren einlaufen; in den gestreckten Internodien der Stolonen einen axilen Strang.

Bei Primula **Auricula**[1]) vereinigen sich die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen und der ersten Blätter, ziemlich horizontal in die Mitte des Stämmchens einlaufend, zu einem diese durchziehenden axilen Strange. Die von den folgenden Blättern herkommenden Bündel verlaufen im Stengel eine — nicht nach constanter Internodienzahl bestimmte — Strecke weit nebeneinander abwärts, um sich dann miteinander oder mit dem axilen Strang zu vereinigen. Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmässig und schräg in radialem und tangentialem Sinne verlaufende Aeste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkern, weit von einander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Rings sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungszweige. Aehnlich wie Pr. Auricula verhalten sich Pr. Palinuri, calycina, marginata. Andre Primula-Arten, wie Pr. sinensis, spectabilis, elatior, haben einen typisch dicotylen Ring von Bündeln, welche sehr früh durch Zwischenstränge seitlich verschmelzen. Ueber ihren speciellen Verlauf und die Besonderheiten mancher Species, zumal Pr. farinosa vgl. Kamienski's Arbeit.

Bei den **Nymphaeaceen** ist das Gefässbündelsystem des Stammes (Rhizoms) ein meist schwer zu entwirrendes Netz anastomosirender Stränge, von denen die für die Blätter, Wurzeln, Blüthenstiele an bestimmten Orten sich abzweigen und welches bei stärkeren Stämmen, z. B. von Nuphar luteum, innerhalb einer allerdings wohl abgegrenzten Rinde, das ganze Innere des Stammes, auch die Mitte durchzieht. Das Chaotische dieser Structur ist aus Unger's Abbildung[2]) ersichtlich. Nägeli (l. c. 121) versucht die Sache aufzuklären nach Untersuchung schwacher Rhizome von Nymphaea alba. Ich gebe seine Beschreibung hier wieder. Internodien verkürzt. Blätter schraubenständig. Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 3, selten in 4 schon dem blossen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach mit einander verbunden, so dass derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein centraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen lässt.

Aus der Blattbasis treten 5 Stränge in den Stengel ein; 3 davon liegen etwas höher und bilden die eigentliche Blattspur. Ihre Lateralstränge weichen stark auseinander und verflechten sich auf 2 ziemlich diametralen Punkten mit dem netzartigen Kreis, so dass die Spur etwa 180° weit ist. Der Medianstrang verliert sich ebenfalls meist sogleich in dem Netz. Zuweilen jedoch geht er, nachdem er mit anderen Strängen einige Anastomosen gebildet hat, einwärts durch das Mark, um sich mit dem centralen Strang zu vereinigen. An einem Stamm waren es das 8. und 13., an einem andern das 1., 6., 11., 18. und 32. Blatt, deren Medianstränge sich nach dem Centrum wendeten, während diejenigen aller übrigen Blätter in dem äusseren Netz blieben. Beim ersten Beispiel befanden sich das 8. und 13., beim 2ten das 1., 6., 11. und 32. Blatt an der oberen Seite des liegenden Stammes, das 18. an dessen unterer Seite.

Ein selbständiges Fortwachsen des centralen Stranges an seiner Spitze wurde nicht beobachtet; Nägeli hält ihn daher für ein Sympodium von Mediansträngen.

An schwachen Rhizomen von Nuphar pumilum fand ich den Querschnitt der Beschreibung für Nymphaea ähnlich: ein unregelmässiger Ring von 8—12 Bündeln und ein mittlerer, oft sehr excentrischer, manchmal verzweigter, selten einem Querschnitt ganz fehlender Strang. Die Bündel des Ringes bilden ein Netz mit gestreckten Maschen, und zwar

1) Vaupell, Ueber d. peripherische Wachsthum d. dicotyled. Rhizome. Leipzig 1855. — v. Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Diss. Strassburg, 1875.

2) Anat. u. Physiologie, p. 235.

werden die Hauptmaschen von den Strängen der Blattspur begrenzt, zwischen welchen kleinere Stränge, meist etwas mehr in das Mark vorgeschoben, ein irreguläres Maschenwerk bilden. Die Blattspur ist dreisträngig, etwa 120° weit, der Medianstrang gabelt sich im Knoten in 2 stumpfwinkelig divergirende Schenkel, deren jeder mit dem Lateralstrang seiner Seite vereintläufig absteigt. — In die Mittellinie des Stammes sah ich den Medianstrang nie einbiegen, vielmehr hier nur einen unregelmässig hin und her laufenden, hie und da einen Ast abgebenden und mit dem peripherischen Netz anastomosirenden Strang, von dem unter dem Vegetationspunkt eine selbständige Endigung nicht zu finden war. — Ich habe übrigens nur wenige Präparate untersucht und möchte mit vorstehenden Andeutungen auf N. pumilum nur hingewiesen haben als auf ein zur Aufklärung des Stammbaues bei den Nymphaeaceen wohl geeignetes Object.

3. Spurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ring geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonien, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien; ferner der Hauptsache nach wohl auch Nelumbium.

Bei den **Begonien** sind markständige Bündel häufig, Hildebrand[1]) fand sie bei 28 Arten unter 128, beispielsweise bei B. Evansiana, laciniata, Rex, xanthina etc. Nach Hildebrand's Beschreibungen fertiger Zustände (der Verlauf von unten nach oben verfolgt) scheinen es vorwiegend stammeigene zu sein. In den ersten Internodien der Keimpflanze fehlen sie, sie zweigen sich erst in höhern Internodien von denen des Ringes ab. Im Internodium laufen sie parallel-senkrecht, in den Knoten anastomosiren sie mit einander und denen des Ringes; in der Regel tritt keines ohne Verbindung mit anderen durch den Knoten. Bei B. Hügelij, muricata und luxurians sah Hildebrand 1—8 markständige Bündel, ohne vorher mit anderen anastomosirt zu haben, direct in die Mitte des Blattstiels treten, eine Erscheinung, welche seltener auch bei anderen, z. B. B. laciniata vorkommt. Aus dem Geflecht im Knoten gehen Markbündel weiter in das nächsthöhere Internodium und andere Bündel zweigen sich ab, um in den Ring einzutreten. In einigen Stämmen wenden sich einzelne Bündel in successiven Knoten successive ins Mark und wieder in den Ring und endlich in ein Blatt, »jedoch ist dieser ganze Verlauf viel durch Anastomosen undeutlich gemacht.« —

Die vielfach noch bestehenden Unklarheiten haben ihren Grund zum Theil in der Schwierigkeit, den Lauf der Begonienbündel genau zu verfolgen. Dass die markständigen grossentheils stammeigene sind, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass sie, nach Sanio's Untersuchung der B. Evansiana (l. c. 224), später als die des Ringes entstehen.

Aralia racemosa[2]), A. japonica, nicht aber andere Arten, z. B. A. papyrifera, haben innerhalb des typisch dicotylen Ringes einen zweiten, der aus kleinen, entfernt gestellten Bündeln besteht. Ausserdem stehen nach Sanio bei A. racemosa noch einzelne Bündelchen im Mark zerstreut. Im Internodium senkrecht verlaufend, anastomosiren alle diese Markbündel in den Knoten, ohne in Blätter zu treten; ihre Ausbildung erfolgt viel später als die des Ringes. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Vertheilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes, die inneren unregelmässig orientirt. Vgl. § 101.

Im Stengel einiger weniger **Umbelliferen**[3]): Silaus pratensis Bess., Peucedanum Oreoselinum Mch., Opoponax Chironium K., Ferula communis und einer unbestimmten Form vom Taurus sind markständige Bündel innerhalb des Ringes beobachtet; bis 13 bei Silaus, bis 20 bei Opoponax, 82 bei der Pflanze von Taurus (Reichardt) wenigstens 100 im blühbaren Stengel von Ferula communis. Sie sind auf dem Querschnitt über das ganze

1) Anatomische Untersuchungen über die Stämme d. Begoniaceen. Berlin 1859.

2) Sanio, l. c. p. 226.

3) De Candolle, Organographie, I, p. 184, Taf. III. — Jochmann, de Umbelliferarum structura. Vratislav. 1854. — H. W. Reichardt, Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. Bd. XXI. (1856) S. 133.

Mark zerstreut; ihre Zahl wechselt in successiven Internodien, z. B. bei Silaus, Exempl. I 13. 11. 10. 9. 7. 3; Exempl. II. 10. 8. 7. 7. 6. 1; Exempl. III. 9. 8. 5. 3. 1. — Peuced. Oreoselinum: Exempl. I. 22. 20. 18. 17. 14. 7; Exempl. II. 20. 18. 17. 17. 12. 6; Exempl. III 15. 13. 10. 7. 3.

Nach den übereinstimmenden Angaben von Jochmann und Reichardt treten die markständigen Bündel nicht in den Blattstiel aus, sie sind stammeigen. Sie ziehen parallel und senkrecht durch das Internodium, hie und da getheilt, und streckenweise vereinläufig. Im Knoten anastomosiren sie durch Verbindungsstränge mit einander, und mit denen des Rings; von den Knoten-Anastomosen gehen die das nächste Internodium durchziehenden Markbündel ab. Die des untersten Internodiums über der Wurzel setzen sich an die des Ringes daselbst an, resp. entspringen von diesen; die des untersten Internodiums eines Astes ebenso, ohne mit denen des Stammes in directer Continuität zu stehen (Reichardt).

Das Vorkommen der Markbündel ist eine rein specifische Eigenheit. Von 8 untersuchten Arten von Peucedanum zeigt sie das einzige P. Oreoselinum; dem Silaus tenuifolius fehlen sie. In der jährigen Keimpflanze von S. pratensis sind sie noch nicht vorhanden.

Einige **Mamillarien**[1]) zeigen innerhalb des typischen, von Blattspuren gebildeten Ringes einen zweiten in dem peripherischen Theile des Markes stehenden, gebildet aus zahlreichen kleinen, stammeigenen Bündelchen. Bei M. angularis und einer unbestimmten, ihr ähnlichen Species sind es ihrer einige 80. Sie steigen den Blattspuren parallel im Stamme aufwärts, in radialer und besonders in tangentialer Richtung stark undulirt und spitzwinklig anastomosirend. Der jungen Keimpflanze und den jungen Trieben fehlen sie und entstehen erst später, ziemlich hoch über dem Grunde des Sprosses von der Innenseite der Blattspurbündel entspringend. Anastomosen mit dem Blattspur- oder dem secundären Holzring konnte ich ausser an der Ursprungsstelle nicht finden. Bei anderen Mamillarien, wie M. pusilla, glochidiata u. a. suchte ich die Markbündelchen auch im erwachsenen Sprosse vergebens. Von anderen Cacteen haben Echinocactus- und dicke Cereusformen (z. B. C. candicans?) ein markständiges Bündelsystem, welches seiner besondern Beziehung zu den Seitensprossen wegen im § 94 besprochen werden wird.

Die kleinen **Orobancheen** zeigen im Stengel nur den typischen dicotylen Blattspurring. Kräftige Stengel der robusteren Formen, wie O. elatior Sutt., rubens Wallr., caryophyllacea Sm., Rapum Thuill., Cistanche lutea[2]) haben innerhalb des Ringes, im Marke zerstreut, kleine Bündelchen in wechselnder, bei starken Exemplaren hoher Zahl. Sie sind stammeigen, laufen in jungen Exemplaren undulirt der Länge des Stengels nach, hie und da anastomosirend, unter dem Stengelende blind auslaufend. Vgl. Fig. 111. — An entwickelten Blüthenstengeln hören sie unterhalb der Inflorescenz allmählich auf, indem sie nach aussen biegen und sich mit den Bündeln des Ringes vereinigen. Nur bei Cistanche lutea, wo sie in bedeutender Menge vorkommen, verlaufen ihrer viele frei bis in die äusserste Spitze der Inflorescenz. Bei Epiphegus americanus und Conopholis[3]) finden sich in der Basis der Hauptstengel drei concentrische Bündelkreise, die Bündel derselben bei letzterer Gattung in radialen Reihen aneinanderstossend. Ob diese in die in Rede stehende Kategorie oder in die der radial divergirenden Spurstränge gehören, oder secundäre Cambiumproducte sind, ist ungewiss.



Fig. 111.

In dem Blüthen tragenden Stengel der **Balanophora**-Arten findet nach Göppert[4])

Fig. 111. Orobanche Rapum (Nat. Gr.). Knospe eines blühbaren Sprosses, medianer Längsschnitt. b—b Bündelring aus Blattspuren bestehend. Innerhalb desselben die stammeigenen Bündel. An der abgeschnittenen Basis Anastomosennetz letzterer untereinander und mit den Blattspurbündeln.

1) v. Mohl, Verm. Schriften, p. 115.

2) Graf zu Solms-Laubach, de Lathraeae generis positione systematica. Diss. Berlin 1865, p. 8, 14, und Pringsheim's Jahrb. VI, 522. 3) Chatin, Anat. comp., Taf. XVIII.

4) Ueber den Bau der Balanophoren. N. Act. Carol. Leopold. Vol. XVIII. Suppl. I. — Vgl. auch Hooker, Balanophoreae, Transact. Linn. Soc. London XXII. Graf zu Solms in Pringsheim's Jahrb. l. c. p. 529.

Darstellung das gleiche oder ganz ähnliches Verhalten statt, wie bei O. Rapum: zahlreiche verästelte Bündelchen zerstreut innerhalb eines aus Blattspuren aufgebauten Bündelringes.

Bei den Helosideen ist der Bündelring in den gestreckten Rhizomen allein vorhanden, in den Knollen und Inflorescenzen verästelte, zerstreute Bündel.[1])

An dem Rhizom von **Nelumbium** speciosum[2]) folgen regelmässig auf einander 2 Niederblätter und ein Laubblatt. Das Internodium zwischen letzterem und dem nächstfolgenden Niederblatt ist (bis auf 4 Fuss) gestreckt, die übrigen kurz. Das gestreckte Internodium (Fig. 112) ist stumpf sechskantig, so dass bei horizontaler Lage desselben je eine Fläche nach oben (*o*) und unten (*u*) je eine Kante nach rechts und links sieht. Es wird

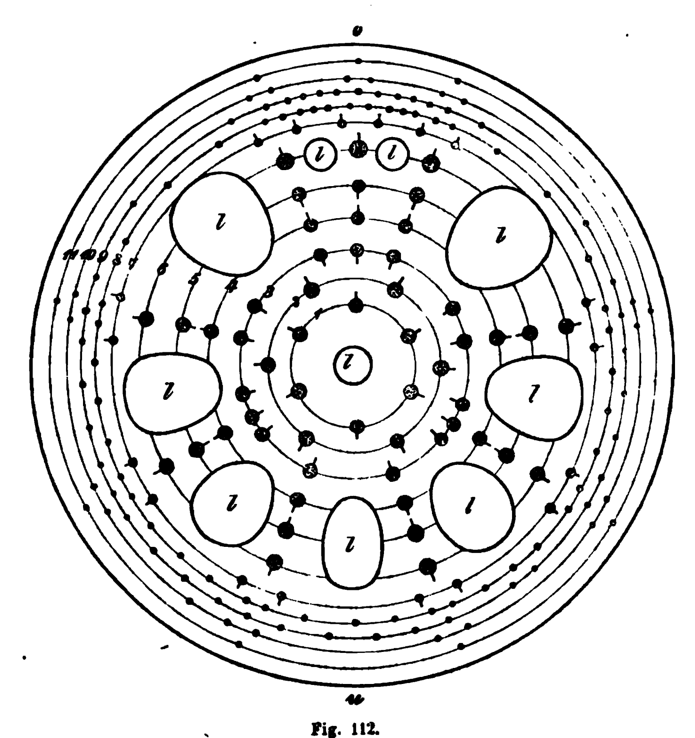


Fig. 112.

durchzogen von 6 grossen, den Kanten entsprechenden, einem kleinen axilen und zwei kleinen, der obern Fläche entsprechenden Luftkanälen (*l*), und in den regelmässigen Fällen kleine Abweichungen kommen vor) von etwa 252 senkrecht verlaufenden Gefässbündeln, deren Anordnung im Querschnitt nach Wigand folgende ist. Erstlich eine innere Ordnung von 12 Bündeln, in 2 concentrische mit einander alternirende Kreise (1 und 2) zu je 6 geordnet, innerhalb jedes Kreises in gleichen Abständen von einander, im innersten Kreise (1) ein Bündel vor der Mitte der obern, eins vor der Mitte der untern Fläche stehend.

Fig. 112. Schema des Querschnitts durch das Rhizom-Internodium vom Nelumbium speciosum. Nach Wigand. *o* obere, *u* untere Seite, *l* Luftkanäle. Die Ziffern 1—11 bezeichnen die successiven Kreise, in welchen die Bündel geordnet sind, die runden Flecke auf den Kreislinien die Bündel. Die Bündel des Kreises 3 und 5 sind umgekehrt orientirt wie die übrigen, was durch die Richtung der den runden Flecken aufgesetzten Striche angedeutet ist.

---

1) Vgl. Eichler in Flora Brasiliensis. Fasc. XLVII.

2) Nach Wigand, Nelumbium speciosum. Bot. Ztg. 1871 p. 816 ff. S. auch Trécul, Ann. Sc. nat. 5. Sér. I, p. 162 ff.

Ein starker Lateralstrang tritt aus jedem Blatt fast horizontal durch die Aussenrinde in die Mitte jeder zwischenliegenden Seite; hier vereinigt er sich mit einem gleichen des gegenüberliegenden Blattes und dieser vereintläufige Strang (l_1—l_3) biegt dann in den Ring ein. Sein Verlauf in diesem ist aus der Figur 115 ersichtlich. Die unteren Endigungen der Stränge im Ring wurden nicht untersucht. Vor seiner Austrittsstelle ins Blatt gibt der Medianstrang jederseits einen Ast ab, welcher bogig und fast horizontal durch die Aussenrinde nach der nächsten Kante läuft und sich hier mit dem austretenden Lateralstrang vereinigt. Der Quergürtel entsteht sonach aus den letztgenannten Aesten des medianen und den horizontalen Stücken der lateralen Stränge. Von den letztern Abschnitten des Gürtels entspringen nahe jeder Kante ein oder zwei Rindenbündel (r), welche senkrecht nach dem nächstuntern Knoten laufen und sich hier an den Quergürtel setzen. Sind 2 Rindenbündel vorhanden, so stehen dieselben in radialer Richtung vor einander und das eine setzt sich öfters an das andere, ohne den untern Gürtel zu erreichen. Dem Beschriebenen ist hinzuzufügen, dass die beiden angeführten Lateralstränge jede Blattspur aus der Vereinigung von je zwei Lateralsträngen (l_1 und p, Fig. 115) der Blattstielbasis entstehen.

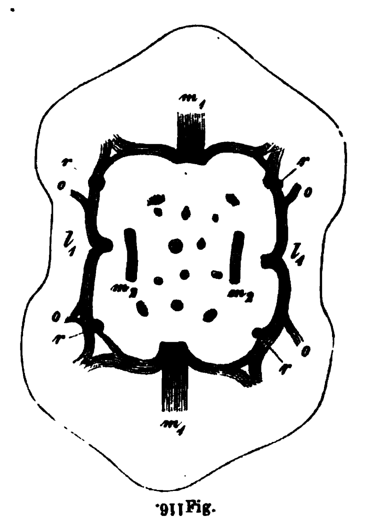


Fig. 116.

Für weitere Einzelheiten bei anderen Species sei auf Vöchting's Arbeit verwiesen mit dem Hinzufügen, dass die hier gewählten Beispiele darum beibehalten worden sind, weil die zugehörigen Holzschnitte zwei Jahre vor dem Erscheinen jener Arbeit fertig waren. Arten mit breit flügelartig vorspringenden Kanten haben in jeder dieser oft mehrere radial vor einander stehende Rindenbündel, z. B. Heterocentron subtriplinervium, Lasiandra macrantha 3—4, Centradenia grandifolia 5—7, welche alsdann hin und wieder miteinander anastomosiren und als Zweige entweder von medianen- und Lateralsträngen erster Ordnung, oder von Lateralsträngen höherer Ordnung, wenn solche vorhanden, entstammen.

Zu den Rindenbündeln kommen bei den meisten Melastomaceen stammeigene, markständige hinzu (vgl. Fig. 116). Dieselben finden sich meist auch bei denjenigen Arten, welchen die rindenständigen fehlen. Nur Sonerila margaritacea entbehrt beider, sie hat von den untersuchten Arten allein völlig typischen dicotyledonen Bündelverlauf. In dem einfachsten Falle ist ein einziges, die Mitte des Markes einnehmendes Bündel vorhanden, z. B. Medinilla farinosa, Sieboldii, oder dieses kann selbst wechselnd anwesend sein oder fehlen wie bei Eriocnema marmorata und Centradenia rosea. Andere Arten haben im Querschnitt des Internodiums mehrere, in der Mitte des Markes liegende Bündel, z. B. Melastoma igneum, Lasiandra Maximiliani 1—3, Medinilla magnifica 2—4, Melastoma cymosum 8—10 andere endlich zahlreiche, über den ganzen Querschnitt zerstreut, z. B. Heterocentron subtriplinervium 18, Miconia chrysoneura und Cyanophyllum magnificum 30, 40 und mehr.

Die Markbündel verlaufen senkrecht durch die Internodien. In den Knoten stehen sie durch verschieden zahlreiche schräge oder quere Aeste untereinander und mit den Strän-

Fig. 116. Osbeckia canescens. Dicker Querschnitt durch einen Knoten, welcher etwas weiter als 8 und weniger als 2 in Fig. 115 ausgebildet ist, durchsichtig und von unten gesehen. Die dem Beschauer zugekehrten, in der Schnittfläche liegenden Durchschnitte der Blattspurbündel sind dunkel gezeichnet. m_1 die im Knoten austretenden medianen, l_1 die in demselben austretenden lateralen Spurstränge. r die vom Knoten abwärts, o die von demselben aufwärts laufenden Rindenbündel. m_2 die über dem Knoten gegabelten Medianstränge des nächsthöhern Knotens. Mit ihnen alternirt vor jeder Kante ein Strang, von dem nicht ganz sicher ist, wieweit er der laterale des nächsthöheren oder ein Schenkel des medianen des zweithöheren Blattpaares ist. Die helleren Flecke im Mark deuten die Querschnitte der stammeigenen Stränge an. Sie waren in diesem Knoten noch nicht deutlich und sind nach einem andern Präparat in die Figur gezeichnet. (40). —

Die jungen Laubtriebe der **Casuarineen**[1]), Fig. 113, sind mit Quirlen kleiner, am Grunde lang-scheidig vereinigter Blätter versehen, die durchschnittliche Zahl der Blätter eines Quirls nach Species verschieden (4—20). Die Blätter successiver Wirtel und ebenso die von dem Blattrücken herablaufenden Kanten successiver Internodien alterniren. In jedes Blatt tritt ein Gefässstrang. Von der Ansatzstelle der Scheide geht er in die Peripherie des Stengels und läuft hier, dieser parallel, in der Rinde bis zum nächsten Knoten, um dann nach innen zu biegen und, mit denen des gleichen Blattwirtels um einen engen Markcylinder geordnet, durch ein 2tes Internodium senkrecht hinabzusteigen. An der untern Grenze dieses, also in dem 2ten Knoten von der Austrittsstelle ins Blatt an gerechnet, legt er sich (nach Löw kurz gegabelt) an die hier in die Rinde austretenden Bündel an. Der Querschnitt durch jedes Internodium zeigt demnach 2 concentrische, miteinander alternirende gleichzählige Bündelkreise: einen peripherischen von den Spursträngen seines eigenen Blattwirtels gebildeten, einen axilen (später den Holzring bildenden) aus den Spursträngen des nächsthöhern Blattes bestehend.

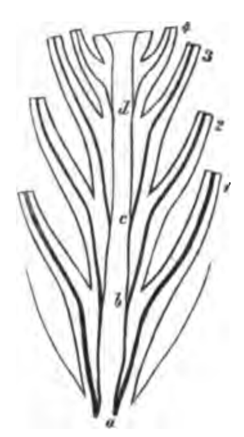


Fig. 113.

Bei **Begonia** angularis Raddi fand Hildebrand[2]) in der Aussenrinde jeder der 6 Stengelkanten ein Bündel. Alle 6 in einem Internodium bilden miteinander die $^5/_6$ des Stammumfangs umfassende Spur des nächstobern Blattes, steigen in den Kanten senkrecht hinab bis zum nächstuntern Knoten und biegen hier in den Bündelring ein. Ihr fernerer Verlauf in diesem ist nicht untersucht. Manche Internodien haben weniger als 6 Kanten und entsprechend weniger Rindenbündel; andere können beider gänzlich entbehren. Aehnliches Verhalten zeigt Begonia tomentosa, mit dem Unterschied, dass die Zahl der Rindenbündel eine »unbestimmte«, oft sehr hohe ist, und ein Theil derselben oft durch 2 Internodien in der Rinde läuft.

Arceuthobium Oxycedri[3]) hat decussirte Blattpaare, jedes Blatt erhält 3 Spurstränge, einen medianen und 2 seitliche. Letztere treten convergirend in den Stamm ein, um hier, denen des anderen Blattes des Paares gegenüber und nur durch einen schmalen Markstreifen von ihnen getrennt, vereintläufig bis zum nächsten Knoten abzusteigen und sich an die hier austretenden Stränge anzusetzen. Der schwache Medianstrang jedes Blattes geht eigenläufig durch die Rinde und setzt sich ebenfalls im nächstuntern Knoten an. Der Querschnitt durch ein Internodium zeigt daher zwei decussirte Bündelpaare, ein starkes axiles und ein schwaches peripherisches.

Bei den **Calycantheen**[4]) treten in jedes der paarweise opponirten und decussirten Blätter 3 Stränge aus, ein starker medianer und 2 schwache seitliche. Die medianen sind im Stengel zum Ring geordnet. Jeder läuft durch 2 Internodien abwärts, um sich dann im Knoten an die austretenden Medianbündel anzulegen. Die (etwas später entwickelten) seitlichen gehen im Stengel ausserhalb des Rings, in der Aussenrinde, senkrecht hinab; in dem nächsten Knoten setzen sie sich an die hier austretenden Rindenbündel an. Der Querschnitt zeigt also in jedem Internodium den Bündelring und ausserhalb desselben 4 Rindenbündel. In dem Knoten ist jedes Rindenbündel durch einen kurzen radialen Querstrang mit dem Ringe, durch einen andern mit dem nächsten austretenden Medianstrang und durch einen stärkern, gürtelartig-horizontalen mit dem nächsten, der gleichen Stengelseite angehörenden Rindenbündel verbunden.

Fig. 113. Casuarina muricata. Schema des Gefässbündelverlaufs im medianen Längsschnitt eines jungen Zweiges. 1—4 successive Blattquirle. Bündel des Quirls 2 im Knoten *a* liegend, 3 in *b*, 4 in *c* u. s. f.

---

1) Vgl. Löw, De Casuarinearum caulis foliique evolutione et structura. Berlin 1865.
2) l. c., vgl. p. 263.
3) Graf z. Solms-Laubach in Pringsheim's Jahrb. Bd. VI, p. 523.
4) Mirbel, Ann. sc. nat. XIV (1828). — Gaudichaud, Archives de botanique II, 493 (33). — Woronin, Bot. Ztg. 1860, p. 177.

An der Keimpflanze treten je 2 Stränge in die Cotyledonen; sie steigen mit den Medianströngen der 3 erstern Blätter abwärts durch die hypocotyle Axe, deren Querschnitt also 6 Stränge zeigt. Die Rindenstränge der 2 ersten Blätter reichen nur bis zum Cotyledonarknoten hinab.

In dem Internodium von **Nepenthes**[1]) befindet sich ein innerer, das Mark umschliessender typischer Bündelring, welcher später secundäres Dickenwachsthum zeigt, und aussen, in der sehr breiten Aussenrinde andere Bündel: theils Blattspurstränge, welche radial schief durch die Rinde steigend allmählich in den inneren Ring eintreten, theils kleine Bündel, deren Herkunft noch festzustellen ist, welche dicht unter der Epidermis verlaufen und durch schräge Aeste mit einander zusammenhängen. Eine ausführliche Untersuchung ist in Arbeit.

Bei den **Melastomaceen** ist der Verlauf der Rindenbündel theils der nämliche, theils ähnlich, wie bei Calycanthus. Derselbe sei hier im Zusammenhang mit den übrigen Eigenheiten der Bündelanordnung bei dieser Familie (vgl. p. 266) besprochen.[2]

Der Stengel ist vierkantig und trägt decussirte Paare gegenständiger Blätter; die eines Paares sind entweder gleich oder, bei manchen Centradenien, von ungleicher Grösse. Jedes Paar steht vor 2 einander gegenüberliegenden Flächen des Stengels; dieselben seien die dem Paare zugehörigen, die beiden anderen die zwischenliegenden genannt. Die in den Knoten eintretende Spur des einzelnen Blattes ist im einfachsten untersuchten Falle dreisträngig, ein medianer Strang und zwei laterale; bei vielen Arten, durch Vermehrung der jederseitigen Lateralstränge, mehr als dreisträngig. Die in den Stamm tretenden Stränge gehen bei manchen Arten: Sonerila margaritacea, Medinilla farinosa, Sieboldii, magnifica, Cyanophyllum magnificum, Clidemia parviflora, Miconia purpurascens, Lasiandra Hel-brenkii[3]) — direct in den Bündelring, ohne Rindenstränge zu bilden. Bei den anderen untersuchten Arten tritt der Medianstrang immer in den Bündelring ein, meist ohne, selten nach vorheriger Abgabe von Rindenbündeln; die lateralen laufen entweder wie bei Calycanthus in den Stengelkanten als Rindenbündel hinab, oder sie treten in den Ring, nachdem sie Rindenbündel als ihre Zweige abgegeben haben. Die Rindenbündel stehen in dem Knoten immer sowohl unter einander als mit den zum Ringe tretenden durch einen queren Gürtel horizontal laufender Zweige in Verbindung; sie laufen von diesem bis zu dem nächstuntern Quergürtel und setzen sich an letztern an. In dem Ringe laufen die Spurstränge immer durch mehrere Internodien abwärts, mit denen unterer Blattpaare verschiedentlich verschränkt, einfach bleibend oder in Schenkel gespalten. Die je nach Strangzahl und Species zahlreichen Verschiedenheiten der Anordnung vgl. bei Vöchting, l. c.

Die Rindenstränge kommen, wie schon gesagt, immer von den Spursträngen her. Im einfachsten Falle (Centradenia rosea, Fig. 114) sind es die Lateralstränge der dreisträngigen Spur. Aus der Blattbasis tritt in den Knoten ein stärkerer Medianstrang ($m_1 - m_4$ und 2 schwache seitliche ($l_1 - l_3$). Alle medianen sind in den Ring geordnet; sie geben eigenlaufend gerade oder mit leichter Ausbiegung in den Knoten 3 (zwei nach Vöchting) Internodien hinab und vereinigen sich dann seitlich mit von tiefern Knoten kommenden. Die lateralen geben im Knoten jederseits einen Ast ab, welcher quer durch die Aussenrinde läuft, der eine zu dem austretenden medianen des gleichen, der andere an einen ebensolchen vom zugekehrten Lateralstrang des gegenüberstehenden Blattes kommenden. Diese Aeste bilden miteinander den Quergürtel des Knotens, welcher Gürtel noch durch kleine Ae-chen mit den austretenden Strangtheilen in Verbindung tritt. Von der Abgangsstelle der Gürteläste verläuft dann jeder Lateralstrang senkrecht durch die Aussenrinde der Stengelkante, um sich an den Quergürtel des nächstuntern Knotens anzusetzen.

Als Beispiel des anderen Falles, dass Rindenbündel und Quergürtel Zweige der in den Ring eintretenden Stränge sind, sei Osbeckia canescens, Fig. 115, 116, beschrieben. Au

1) C. H. Schultz, Vaisseaux du Latex, l. c. vgl. p. 259. — Korthals, Verhandelingen ... vgl. p. 237.

2) Vöchting, Bau etc. d. Melastomaceen, in Hanstein's Bot. Abhandl. III. Vgl. auch Crüger, Bot. Ztg. 1850, 178. — Sanio, ibid. 1865, 179. — Hildebrand, Begoniaceen-Stamm, p. 1.

3) Die angeführten Namen sind theils aus Vöchting's Arbeit entnommen, theils Gartennamen, für deren Correctheit ich nicht einstehe.

jedem Blatte tritt ein starker Medianstrang, m_1—m_4, in die zugehörige Seite des Internodiums ein, um hier, in dem Bündelring, senkrecht abzusteigen, in dem nächstuntern Knoten in 2 den dort eintretenden vereintläufigen Lateralstrang rittlings umgreifende Schenkel (m_3 und m_4) sich spaltend, welche noch 3 Internodien weit abwärts verfolgt werden können.

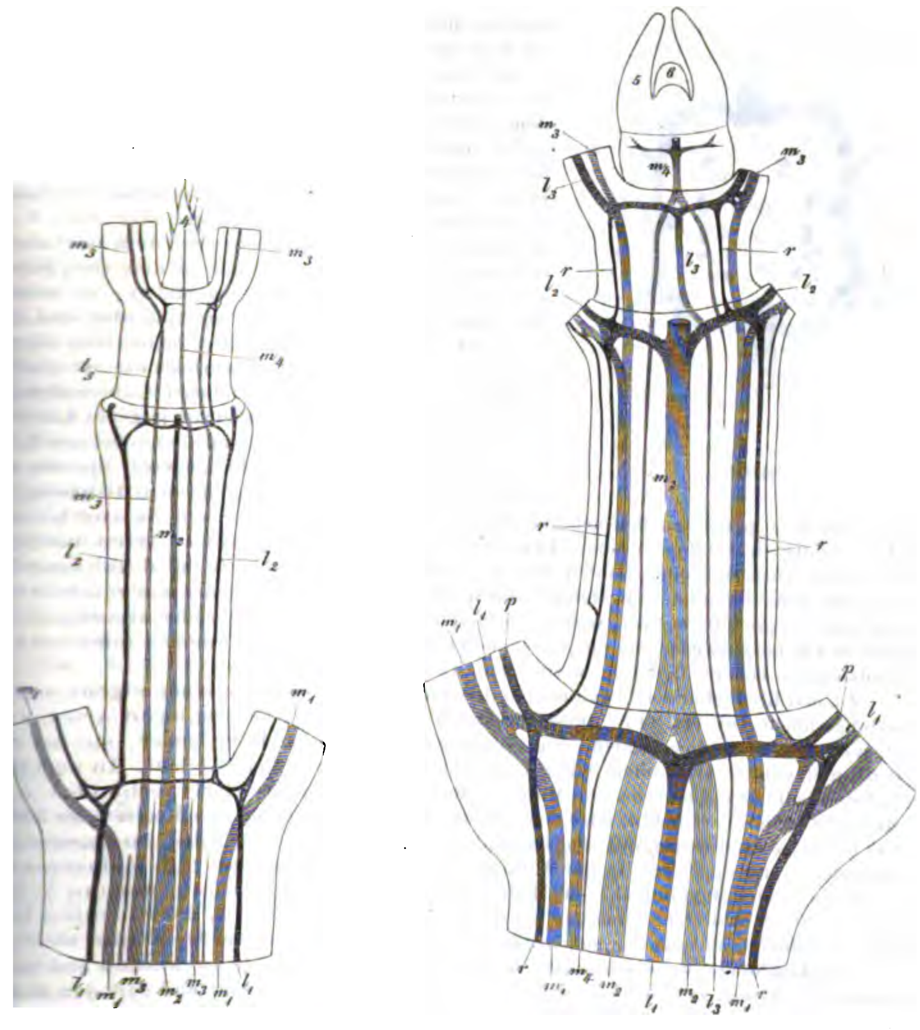


Fig. 114. Fig. 115.

Fig. 114. Centradenia rosea. Sprossende, der Länge nach halbirt, nach Entfernung der unteren Blattpaare und der Epidermis, in Kali durchsichtig gemacht, von aussen gesehen. Die Blattpaare und die zu ihnen gehörigen Stränge successive beziffert, m die medianen, l die lateralen Stränge. Ein Blatt des 4ten Paares (4) verdeckt den Vegetationspunkt. In dem Knoten des Paares 3 ist der Quergürtel erst unvollständig ausgebildet. Weitere Erklärung im Texte. Vergr. etwa 25.

Fig. 115. Osbeckia canescens. (Vergr. etwa 25). Längshälfte eines Sprossendes, wie Fig. 114 präparirt und von aussen gesehen. 6 successive bezifferte decussirte Blattpaare, in 5 und 6 noch keine Bündel, in 4 erst das mediane sichtbar. Weitere Erklärung im Texte.

Ein starker Lateralstrang tritt aus jedem Blatt fast horizontal durch die Aussenrinde in die Mitte jeder zwischenliegenden Seite; hier vereinigt er sich mit einem gleichen des gegenüberliegenden Blattes und dieser vereintläufige Strang (l_1—l_3) biegt dann in den Ring ein. Sein Verlauf in diesem ist aus der Figur 115 ersichtlich. Die unteren Endigungen der Stränge im Ring wurden nicht untersucht. Vor seiner Austrittsstelle ins Blatt gibt der Medianstrang jederseits einen Ast ab, welcher bogig und fast horizontal durch die Aussenrinde nach der nächsten Kante läuft und sich hier mit dem austretenden Lateralstrang vereinigt. Der Quergürtel entsteht sonach aus den letztgenannten Aesten des medianen und den horizontalen Stücken der lateralen Stränge. Von den letztern Abschnitten des Gürtels entspringen nahe jeder Kante ein oder zwei Rindenbündel (r), welche senkrecht nach dem nächstuntern Knoten laufen und sich hier an den Quergürtel setzen. Sind 2 Rindenbündel vorhanden, so stehen dieselben in radialer Richtung vor einander und das eine setzt sich öfters an das andere, ohne den untern Gürtel zu erreichen. Dem Beschriebenen ist hinzuzufügen, dass die beiden angeführten Lateralstränge jede Blattspur aus der Vereinigung von je zwei Lateralsträngen (l_1 und p, Fig. 115) der Blattstielbasis entstehen.

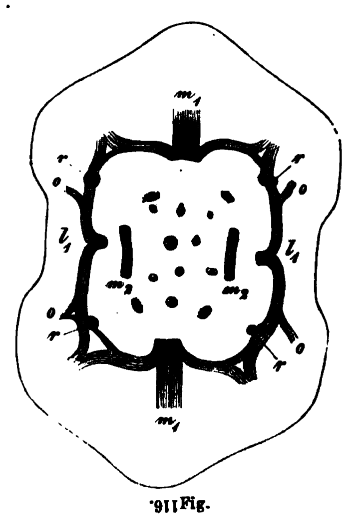


Fig. 116.

Für weitere Einzelheiten bei anderen Species sei auf Vöchting's Arbeit verwiesen mit dem Hinzufügen, dass die hier gewählten Beispiele darum beibehalten worden sind, weil die zugehörigen Holzschnitte zwei Jahre vor dem Erscheinen jener Arbeit fertig waren. Arten mit breit flügelartig vorspringenden Kanten haben in jeder dieser oft mehrere radial vor einander stehende Rindenbündel, z. B. Heterocentron subtriplinervium, Lasiandra macrantha 3—4, Centradenia grandifolia 5—7, welche alsdann hin und wieder miteinander anastomosiren und als Zweige entweder von medianen- und Lateralsträngen erster Ordnung, oder von Lateralsträngen höherer Ordnung, wenn solche vorhanden, entstammen.

Zu den Rindenbündeln kommen bei den meisten Melastomaceen stammeigene, markständige hinzu (vgl. Fig. 116). Dieselben finden sich meist auch bei denjenigen Arten, welchen die rindenständigen fehlen. Nur Sonerila margaritacea entbehrt beider, sie hat von den untersuchten Arten allein völlig typischen dicotyledonen Bündelverlauf. In dem einfachsten Falle ist ein einziges, die Mitte des Markes einnehmendes Bündel vorhanden, z. B. Medinilla farinosa, Sieboldii, oder dieses kann selbst wechselnd anwesend sein oder fehlen wie bei Eriocnema marmorata und Centradenia rosea. Andere Arten haben im Querschnitt des Internodiums mehrere, in der Mitte des Markes liegende Bündel, z. B. Melastoma laneum, Lasiandra Maximiliani 1—3, Medinilla magnifica 2—4, Melastoma cymosum 3—4, andere endlich zahlreiche, über den ganzen Querschnitt zerstreut, z. B. Heterocentron subtriplinervium 18, Miconia chrysoneura und Cyanophyllum magnificum 30, 40 und mehr.

Die Markbündel verlaufen senkrecht durch die Internodien. In den Knoten stehen sie durch verschieden zahlreiche schräge oder quere Aeste untereinander und mit den Stamm-

Fig. 116. Osbeckia canescens. Dicker Querschnitt durch einen Knoten, welcher etwa weiter als 3 und weniger als 2 in Fig. 115 ausgebildet ist, durchsichtig und von unten gesehen. Die dem Beschauer zugekehrten, in der Schnittfläche liegenden Durchschnitte der Blattspurbündel sind dunkel gezeichnet. m_1 die im Knoten austretenden medianen, l_1 die aus demselben austretenden lateralen Spurstränge. r die vom Knoten abwärts, o die von denselben aufwärts laufenden Rindenbündel. m_2 die über dem Knoten gegabelten Medianstränge des nächsthöhern Knotens. Mit ihnen alternirt vor jeder Kante ein Strang, von dem nicht ganz sicher ist, wieweit er der laterale des nächsthöheren oder ein Schenkel des medianen des zweithöheren Blattpaares ist. Die helleren Flecke im Mark deuten die Querschnitte der stammeigenen Stränge an. Sie waren in diesem Knoten noch nicht deutlich und sind nach einem andern Präparat in die Figur gezeichnet. (40). —

gen des Ringes in Verbindung. Von dem hierdurch gebildeten Netz oder Geflecht gehen die des nächsthöhern Internodiums weiter. Sie entstehen weitaus in den meisten Fällen erheblich später als die Blattspurstränge in dem gleichen Querschnitt und treten nicht in Blätter aus. Die Markbündel sind meist relativ klein und durch später (§ 105) zu beschreibende Structureigenheiten ausgezeichnet.

Von den **Rhipsalideen**[1]) haben die einen runde, die anderen kantig-geflügelte Stengelglieder; beiderlei Formen einen im Querschnitt kreisförmigen oder elliptischen Bündelring, welcher, zumal bei den geflügelten, von einer sehr breiten succulenten Aussenrinde umgeben wird. Bei den runden Formen, wie R. Saglionis, salicornioides, treten die einsträngigen Blattspuren wenig schräg abwärts durch die Rinde in den Ring, dieser wird ursprünglich von ihnen allein gebildet, erst später treten secundäre Zwischenstränge (Cap. XIV) hinzu. Bei den flügelkantigen Formen stehen die Blätter nur auf den Kanten. Die Spurstränge treten in diese ein und verlaufen, der Hauptrichtung nach, tangential-senkrecht und radial-schief durch die Rinde abwärts, um etwa in der Höhe des nächstuntern Blattes in den Ring zu treten und in diesem senkrecht weiter hinabzusteigen. Sie bilden auf diese Weise die den Kanten entsprechenden Abschnitte des Ringes. Die zwischen diesen gelegenen Abschnitte desselben dagegen, welche bei dem im Querschnitt elliptischen Ringe zweikantiger Formen (z. B. Lepismium radicans, Rhipsalis carnosa) den breiten Seiten der Ellipse entsprechen und den grössten Theil des Ringes ausmachen, werden hier von stammeigenen, längsverlaufenden, hie und da durch schräge Anastomosen verbundenen Strängen gebildet, an welche sich die gemeinsamen in der bezeichneten Region ansetzen. Diese stammeigenen Stränge entsprechen den den Holzring typischer Dicotylen ergänzenden, im Cap. XIV zu besprechenden secundären Zwischensträngen, sie zeichnen sich aber vor diesen aus durch ihr Auftreten bei der ersten primären Gewebedifferenzirung. Bei allen Rhipsalideen endlich gehen von den Spursträngen auf ihrem Verlauf durch die Rinde Zweige ab, welche mit ihren weitern Verästelungen ein (durch die von den Axillarknospen kommenden Stränge noch verstärktes) corticales Bündelnetz bilden. Die specielle Form und Ausbildung dieses ist nach den Arten verschieden, bei den geflügelten ist es ausschliesslich oder vorwiegend in den Flügeln, in radialer Richtung ausgebreitet. Vgl. Vöchting, l. c.

In wieweit andere flügelkantige und mit corticalem Bündelnetz versehene Cacteen in dem Verlauf der Spur- und Zwischenstränge mit den alaten Rhipsalideen übereinstimmen, ist nicht bekannt.

III. Palmentypus.

§ 65. Der Stamm der meisten Monocotyledonen zeigt auf dem Querschnitt des Internodiums die Bündel nicht zum einfachen Ringe geordnet, sondern innerhalb einer peripherischen bündelfreien Zone, der Rinde, eine Kreisfläche, auf welcher entweder mehrere concentrische, unregelmässige und zwischen einander greifende Reihen von Bündeln um eine bündelfreie Mitte (Mark) geordnet sind, wie z. B. bei vielen später hohl werdenden Grasstengeln; oder die Bündel über die ganze Fläche vertheilt liegen. Statt des dicotylen Bündelrings ist also ein die Bündel enthaltender Cylinder vorhanden. Von den an und um den Ring der Dicotyledonen unterschiedenen Regionen entspricht die den Cylinder umgebende Zone, welche Rinde genannt wurde, der dicotylen Aussenrinde; die Bezeichnungen Mark und Markstrahlen können vergleichsweise angewendet werden für die in dem Cylinder zwischen den Bündeln liegenden Streifen ungleichnamigen (thatsächlich parenchymatischen) Gewebes.

Die Anordnung der Bündel im Querschnitt hat bei dem Palmentypus ihren Grund in dem radial schiefen Verlauf von Blattspuren. Derselbe ist zunächst

---

1) Vöchting, Morpholog. u. Anat. d. Rhipsalideen. Pringheim's Jahrb. IX, 326.

darzustellen für die Form, welche man den einfachen Palmentypus nennen kann; an diese schliesst sich dann eine Anzahl mehr oder minder abweichender Erscheinungen an.

a. Einfacher Palmentypus.

Seit Mohl's Palmenanatomie [1]) sind für diesen Typus folgende Hauptcharaktere bekannt.

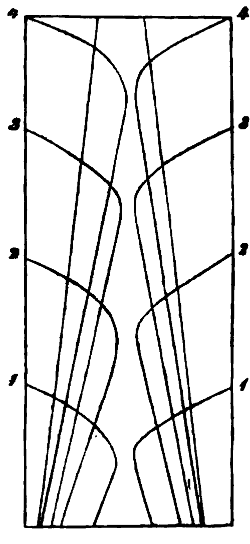
Alle Bündel des Cylinders (mit zweifelhaften, jedenfalls verschwindend unbedeutenden, unten zu besprechenden Ausnahmen) sind Blattspurstränge. Die Blattbasis umfasst den ganzen Stengelumfang oder wenigstens den grössten Theil desselben. Die Blattspur ist immer mehrsträngig, meist besteht sie aus vielen, bei starken Sprossen aus ein paar Hundert Strängen; ihre Weite beträgt ½ des Stengelumfangs oder mehr oder nicht viel weniger. Aus der Blattbasis treten die Stränge bogig in den Cylinder hinab, um in ihm abwärts zu steigen, die einen in seiner Oberfläche und annähernd radial-senkrecht, andere radial-schief, zuerst in einem nach oben und innen convexen Bogen gegen die Längsachse des Cylinders vordringend, dann nach aussen biegend und allmählich gegen die Oberfläche des Cylinders gehend, in dem Maasse als sie dieser nahe kommen, senkrechter Stellung sich annähernd. Alle Stränge steigen durch viele Internodien hinab und vereinigen sich zuletzt im äusseren Theile des Cylinders mit tiefer austretenden, indem sie sich theils in tangentialer, theils in radialer oder in schiefer Richtung an dieselben anlegen. Bis zu dieser Anlegung mit den unteren Enden sind die Bündel getrenntläufig. Die Vereinigung der untern Enden herabkommender Bündel mit tiefer austretenden findet in der Häufigkeit statt, dass die Gesammtzahl der Bündel in gleichstarken successiven Internodien ohngefähr die gleiche bleibt. Bei Erstarkung successiver Internodien und Blätter nimmt die Zahl der Bündel zu und umgekehrt. Die Zahl der Internodien, welche ein Bündel durchzieht, ist nicht genau bestimmbar.

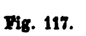
Auch die bogig gegen die Mitte des Cylinders gekrümmten Bündel einer Blattspur dringen nicht in gleiche Tiefe vor, durchschnittlich der Medianstrang einer Bündelreihe am tiefsten, die andern um so weniger, je ferner sie von dem medianen liegen, die marginalen steigen annähernd senkrecht in der Cylinderoberfläche hinab; bei mehreren Reihen dringen die der inneren durchschnittlich tiefer ein als die von der Mediane gleichweit entfernten der äusseren.

Nothwendige Consequenzen des beschriebenen Verlaufes sind erstlich, dass im Querschnitt eines Internodiums die Bündel um so dichter bei einander stehen, je näher der Oberfläche des Cylinders, eine Erscheinung, welche zumal da auffällt, wo die Bündel über die ganze Querschnittsfläche des Cylinders vertheilt sind. Zweitens, dass die successiven Spuren verschränkt sind, und mit ihren bogig laufenden Strängen sich kreuzen. Mohl's berühmtes Schema, welches hier in Fig. 117 reproducirt ist, stellt letzteres Verhalten im radialen Längsschnitt dar, indem es von der unzutreffenden Voraussetzung ausgeht, dass alle Stränge einer Spur annähernd gleich gekrümmt und tangential senk-

1) De palmarum structura. Monachii 1831. Verm. Schriften p. 129. Nägeli, Beitr. I, l. c.

recht gestellt seien, also in der Oberfläche eines oben bogig geöffneten Kegels lägen. Nimmt man an, dass die Blätter genau in ½ Divergenz alterniren und stengelumfassend sind, und dass die Stränge tangential senkrecht stehen, so wird der Verlauf im Stengel der Wirklichkeit entsprechender dargestellt durch das Schema eines die Blattmedianen treffenden Radialschnitts, Fig. 118. Die Annahme aber des tangential senkrechten Verlaufes trifft nur für die auch radial senkrechten Stränge zu. Wie Meneghini[1]) zuerst hervorhob, Mohl übrigens zugab (Verm. Schriften, p. 160) und Nägeli genauer nachwies, verläuft jeder radialbogige Strang auch tangential schief und zwar in spiraliger Krümmung,




Fig. 117.

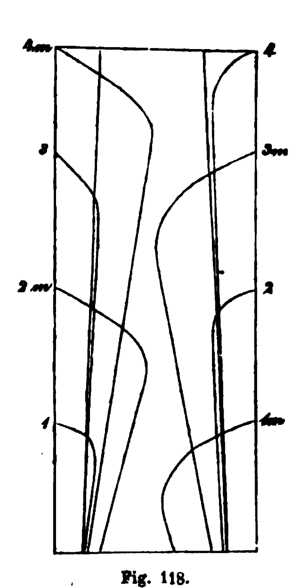


Fig. 118.

velche um so stärker ist, je stärker die radiale Krümmung. Den Medianstrang ines Blattes von Chamaedorea elatior Mart. z. B. fand Nägeli durch 6 Internoien $1\,^1/_8$ Umlauf machend; im 6ten war er auf seinem Wege nach aussen noch icht ganz in der Mitte zwischen dem Stammcentrum und der Innenfläche der linde. An Stämmen mit sehr kurzen Internodien und dicht gedrängten Bündeln st die Spiralkrümmung auf dem Querschnitt sofort sichtbar, am anschaulichsten n den fast horizontal zur Stamm-Mitte dringenden Bündeln des Stammes von anthorrhoea, dessen mehrerwähntes[2]) eigenthümliches Aussehen auf Durchchnitten in den soeben erwähnten Eigenschaften seinen Grund hat.

Fig. 117. Mohl's Schema des monocotylen Bündelverlaufs. Successive Blätter resp. noten successive beziffert.

Fig. 118. Schema des Bündelverlaufs beim Palmentypus, zweizeilig alternirende, stenelumfassende Blätter vorausgesetzt. Successive Blätter successive beziffert. *m* medianer trang.

1) Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotiledoni. Padova 1836.

2) De Candolle, Organographie, I, Tab. VII, VIII. — Schleiden, Grundzüge, 3. Aufl. II, 160.

In dem Verlaufe eines Stranges können endlich mancherlei von dem bisher als stetig vorausgesetzten Gange abweichende Richtungen, wechselnd nach aussen und innen gerichtete Biegung u. s. w. vorkommen, welche nirgends Beständigkeit zeigen.

Die vorstehende Beschreibung gilt sowohl für die vorwiegend häufigen Fälle, in welchen die am tiefsten eindringenden Bündel die Stammmitte erreichen, als für jene, wo, wie bei den hohl werdenden Grashalmen, ein breites Mittelstück (Mark) bündelfrei bleibt. Bei kurzen Internodien, wie z. B. an den bekannten Macerationspräparaten der Stämme von Dracaena Draco, ist der Verlauf in den Hauptzügen leicht zu erkennen. Wo die Internodien sehr schlank sind, wie z. B. bei den Gräsern, oder spindel- bis eiförmig gestaltet, wie die sogenannten Pseudobulbi epiphytischer Orchideen, sieht es auf den ersten Blick anders aus. Das Internodium erscheint von parallelen, resp. nach seinen beiden Enden convergirenden Bündeln durchzogen, von denen man im Knoten einzelne ins Blatt, viele ins nächste Internodium laufen sieht. Man überzeugt sich jedoch leicht, dass auch hier der oben beschriebene Verlauf stattfindet. Am jungen, noch kurzen Stengel ist kein Unterschied von diesem zu bemerken. Bei der später erfolgenden Streckung der Internodien des Grasstengels auf das 20—50fache und noch mehr der ursprünglichen Höhe wird dann der nach aussen absteigende Theil aller Bündel derart gestreckt, dass er auf den ersten Blick in einem einzelnen von den mindestens 6 Internodien, welche er durchläuft, von der Senkrechten nicht abzuweichen scheint, zumal die Uebersicht über seinen Verlauf erschwert wird durch ein reiches Geflecht von Quersträngen in jedem Knoten[1] (vgl. §95). In den Pseudobulben kommt zu der Längsdehnung die quere Anschwellung des Internodiums in seiner Mitte und die hiervon herrührende Krümmung der Bündel hinzu.

Nach den Angaben von Unger[2] und Millardet[3] fände sich bei hieher gehörigen Pflanzen, nämlich Gräsern, Palmen, Dracaena, Yucca, Narcissus, Galanthus, Leucojum, Pandanus, ausser den Blattspurstrângen noch ein System stammeigener Bündel, welche an der Aussenseite des Cylinders aufwärts verlaufen, gegen den Vegetationspunkt convergirend, und, entsprechend der für die stammeigenen Bündel der Phanerogamen geltenden Regel, später als die Blattspurbündel gebildet werden. Abgesehen von den unten zu besprechenden Commelineen, von der secundären Holzbildung bei Dracaena, Yucca und Verwandten konnte ich mich von der Gegenwart solcher, mit den senkrechten Spursträngen jedenfalls leicht zu verwechselnder stammeigener Stränge nicht überzeugen.

In den meisten hierher gehörigen Fällen ist, wie mehrfach hervorgehoben wurde, der bündelführende Cylinder nach der Innenfläche der Rinde zu scharf abgegrenzt. Die Rinde selbst ist von verschiedener, bei Rhizomen meist beträchtlicher, bei Luftstengeln oft relativ sehr geringer Mächtigkeit.

b. Modificationen des Palmentypus.

§ 65. Nach dem im vorigen Paragraphen dargestellten Schema sind die

1) Mohl, Palmarum Structura, Tab. Q. — Schleiden, Grundz. 3. Aufl. II, 158.
2) l. c. p. 54.
3) Mém. de la soc. d. Sciences nat. de Cherbourg, T. XI, p. 4.

Stränge bis zu ihrem Endansatz in der Peripherie des Cylinders getrenntläufig, dieser gegen die Rinde scharf abgegrenzt, letztere in den Internodien bündelfrei.

In vielen Fällen erleidet dieses Schema Modificationen dadurch, dass 1) die Bündel in ihrem Verlaufe schräge oder quere Verbindungsäste, Anastomosen erhalten; dass sie 2), bevor sie in dem bogigen Verlaufe die Cylinderperipherie erreichen, mit tiefern Blättern angehörenden vereintläufig werden (§ 66) und dass 3) ausserhalb des Cylinders rindenständige Bündel auftreten (§ 67). Jede dieser Erscheinungen kann für sich oder mit den anderen combinirt vorkommen.

Anastomosen der Blattspurbündel untereinander, — abgesehen von denjenigen, welche durch den Ansatz der zu Zweigen und Wurzeln gehenden Stränge zu Stande kommen, finden sich in reichlichstem Maasse und bis zur völligen Verundeutlichung des typischen Bündelverlaufs in den unten zu beschreibenden knolligen Stämmen bestimmter Aroideen. In anderen Stämmen mit kurzen oder mässig gestreckten Internodien sind sie eine hie und da vorkommende, unwesentliche Erscheinung. Zahlreich und characteristisch sind sie dagegen wiederum für die stark gestreckten Internodien der Blüthenstengel und Laubtriebe vieler Cyperaceen, Scirpus palustris, lacustris und Verwandte, Papyrus, Cyperus-Arten und von Pontederia cordata[1]. Diese »Halme« haben die Eigenthümlichkeit, dass ihre longitudinalen Bündel durch kleine, horizontal oder schräg verlaufende Aestchen netzartig verbunden sind, gleich denen der Monocotylen-Laubblätter (§ 91). Die Querästchen verlaufen in den (aber bei weitem nicht in allen) Diaphragmen, welche die Luftlücken von einander trennen. Je nachdem die longitudinalen Bündel über den ganzen Querschnitt des Halms zerstreut sind oder (bei Sc. palustris und Nächstverwandten) nur einen Ring innerhalb des Chlorophyllparenchyms der Rinde bilden, finden sich auch die Querästchen in der ganzen Dicke des Halms und in den verschiedenten Richtungen, oder nur in der von dem Ringe eingenommenen Zone.

§ 66. Die Erscheinung, dass Blattspurstränge auf ihrem bogigen Verlaufe durch die Mitte des Cylinders, bevor sie die Peripherie desselben erreichen, sich an tiefer austretende ansetzen, mit diesen vereintläufig absteigen, ist wiederum bei den später zu beschreibenden Aroideen verbreitet. Sie findet ferner statt bei Pandaneen[2], Bromeliaceen (Ananassa, Tillandsia acaulis Hort.), und scheint nach Karsten[3] auch bei manchen Palmen, besonders Martineza aculeata, vorzukommen. Ob diese Vereintläufigkeit für bestimmte Stränge einer Blattspur bestimmten Regeln folgt, ist noch genauer zu untersuchen.

§ 67. Die Rinde ist bei vielen hierher gehörigen Monocotylen von Gefässbündeln frei, wenn man von den zu den Blättern in den Knoten und den zu Ästen und Wurzeln tretenden absieht, welche allerdings bei sehr kurzen Internodien auf allen oder fast auf allen Durchschnitten auftreten müssen. Andrerseits ist in bestimmten Fällen ein besonderes corticales Bündelsystem von dem Cylinder zu unterscheiden. Dasselbe besteht im einfachsten Falle aus Blattspursträngen, welche nach ihrem Eintritt in den Stamm erst durch ein bis

---

1) Duval-Jouve, Diaphragmes vasculifères. l. c. vgl. p. 227.
2) van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. VI, p. 195.
3) Karsten, Veget. Org. d. Palmen, p. 98.

mehrere Internodien in der Rinde absteigen und dann in den Cylinder eintreten. So in bestimmten Aroideenstämmen, in vielen Rhizomen, wie Carex hirta (nicht aber z. B. C. disticha), wo alle Bündel durch ein Internodium in der Rinde laufen; Scirpus lacustris, Typha, Sparganium etc. In anderen Fällen besteht es dagegen aus Strängen, welche sich nicht, oder nicht direct an dem Aufbau des Cylinders betheiligen: Palmen, Scitamineen und manche Bromeliaceen.

In der Rinde der untersuchten Palmen liegen aussen von dem dichten Cylinderumfang, in der Rinde, in unregelmässige concentrische Ringe geordnet, kleine Bündelchen. P. Moldenhawer hat die sie enthaltende Region dem Baste dicotyledoner Bäume (Cap. XIV) verglichen, Mohl hat dieselbe Faserschicht genannt. Sie ist schwach entwickelt bei den rohrartigen und Calamus-Stämmen (Geonoma, Bactris, Hyospathe, Desmoncus, Calamus) und bei den cylindrischen Stämmen Mohl's (Mauritia, Oenocarpus, Kunthia, Astrocaryon sp.), stärker bei Rhapis flabelliformis, Phoenix, Jubaea spectabilis [1]), am entwickeltsten bei Mohl's cocosartigen Stämmen: Cocos, Leopoldinia, Syagrus, Elais, Corypha spec. Mohl hielt die Bündel der Faserschicht wenigstens zum Theil für die aus dem Cylinder in die Rinde tretenden untern Enden der Blattspurbündel, welche als feine Fäden, ungetheilt oder in viele dünne Zweige gespalten (Cocos), bis zum Grunde des Stammes hinabliefen.

Spätere Untersuchungen [2]) haben gezeigt, dass die Bündelchen der Faserschicht nicht die Enden von Gefässbündeln sind, welche durch den Cylinder und abwärts aus diesem aus-, sondern dass sie, wie Mohl [3]) für einen Theil derselben auch schon angab, aus der Blattbasis direct in die Faserschicht eintreten. Sie laufen in dieser ziemlich senkrecht, zeigen öfters theils Spaltungen und Verzweigungen, theils Vereinigungen; letztere sowohl in den Internodien in vorwiegend tangentialer Richtung, als auch in den Blattinsertionen, so dass die von einem Blatt kommenden Bündel die höher herabkommenden direct fortsetzen. Blinde Endigungen dürften nicht vorkommen. Die meisten in Rede stehenden Bündel bestehen nun in der Faserschicht des Internodiums aus einer Anzahl sklerenchymatischer Fasern; sie gehören daher streng genommen nicht hierher. In anderen liegen dagegen nach Mohl's Abbildungen und nach Untersuchungen an Chamaedorea-Arten und Rhapis einzelne kleine Siebröhren, in einzelnen auch 1 bis wenige kleine Tracheen. Und während die einen sich als reine Sklerenchymbündel in den Blattstiel fortsetzen, nehmen andere nach ihrem Eintritt in den Blattstiel die Structur vollständig gegliederter Gefässbündel an. [4]) Auch an die Gefässbündel der Seitenwurzeln findet nach einer Andeutung bei Schacht Anschluss oder Uebergang statt, wenn die Faserbündel auch nicht »als Zweige« jener entstehen.

Das corticale Bündelsystem der Palmen ist sonach eine directe Fortsetzung sowohl des Gefässbündelsystems als des Systems reiner Sklerenchymstränge in den Blättern und verbindet beide miteinander.

Ein anderes corticales Bündelsystem findet sich in dem Stamme von An-

1) Wossidlo, Quaedam additamenta ad Palmarum anatomiam. Diss. Vratisl. 1860 vgl. Nova Acta Leop. Carol. Vol. XXVIII.
2) Schacht, Lehrbuch, I, 327. — Nägeli, l. c. 132. — Wossidlo, l. c.
3) Palm. Structura p. XVIII. Verm. Schriften, p. 155, 184.
4) Mohl, Wossidlo, l. c.

nassa und **Tillandsia acaulis** Hort. Das Parenchym der dicken Rinde wird hier durchsetzt von zahlreichen Spursträngen, welche aus den Blättern in den scharf abgegrenzten Cylinder schräg abwärts treten. Andere, dünne, aber auch vollständige Gefässbündel treten aus der Blattbasis in die Rinde und laufen hier theils dicht unter der Oberfläche, theils tiefer, aber immer in weitem Abstand von dem Cylinder, durch mehrere Internodien abwärts, um sich dann an einen der Hauptstränge anzulegen und mit ihm in den Cylinder einzutreten. Die Gesammtrichtung ihres Verlaufs ist ohngefähr senkrecht, resp. der Wölbung des Stammendes entsprechend gekrümmt, dabei sind sie aber in sehr verschiedenem Maasse wellig gebogen. Es ist fraglich, ob die von Unger[1] angegebenen Anastomosen der Bündel bei Ananassa diese Corticalstränge oder die oben erwähnten, vereinzelt innerhalb des Cylinders vorkommenden Vereinigungen sind.

Bei den meisten Scitamineen (Musaceen, Zingiberaceen, Cannaceen[2]) ist, soweit die vorhandenen Angaben reichen, der Bündelverlauf in dem Cylinder der des Palmentypus, ausserhalb des Cylinders, in der Rinde aber ein System eigener, vollständiger Gefässbündel vorhanden. Nach Wittmack's Beschreibung für Musa Ensete sind sie »ganz und gar auf die Rindenschicht beschränkt und verlaufen, namentlich im untern Theile, sehr geschlängelt, fast zickzackförmig. Bei ihrer gedrängten Stellung und öfteren Durchkreuzung liess sich ihre Spur sehr selten weit verfolgen. In günstigen Fällen aber zeigte sich, dass sie sich der Epidermis ziemlich nähern und dann parallel der Oberfläche nach aufwärts steigen, dabei aber jedesmal, wenn sie auf diesem Wege eine Blattbasis treffen, eine Einbiegung nach innen machen und Anastomosen mit den Hauptgefässbündeln (Blattspurbündeln) eingehen, bis sie endlich selbst in eine solche Basis gemeinschaftlich mit den grossen, aus dem Innern des Stammes kommenden Bündeln, eintreten. Hier wenden sie sich dann meistens nach der Aussen- oder Innenwand der Blattscheide, und selten sieht man sie in die mittleren Regionen eindringen, welche mehr von den Hauptbündeln durchzogen werden.« Wittmack fand dasselbe Verhalten bei allen 9 von ihm untersuchten Musa-Arten, bei Strelitzia reginae (schwach), im Rhizom von Curcuma Zedoaria, in Blüthenstengel von Phrynium violaceum und Calathea grandiflora; Meneghini früher bei Ravenala-, Hedychium-, Canna-Arten.

§ 68. In der **Keimpflanze** der vorstehenden Typen angehörenden Monocotylen setzt sich, soweit die vorhandenen Untersuchungen reichen, das eine Gefässbündel des Cotyledon direct in das axile der Hauptwurzel fort, z. B. Allium Cepa[3]; oder der Cotyledon enthält mehrere Bündel und diese vereinigen sich im Cotyledonarknoten, um dann gleichfalls in das Wurzelbündel überzugehen, z. B. Palmen[4]. Die Bündel der auf die Cotyledonen folgenden Blätter zeigen den typischen Verlauf mit den sich aus der geringen Bündelzahl und Kürze der

---

1) Dicotyledonenstamm, p. 50, Fig. 23, 24. Anatom. u. Physiol. p. 232.
2) Meneghini, l. c. — Wittmack, Musa Ensete. Halle (Linnaea) 1867.
3) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Taf. III.
4) Mohl, Palm. Struct. p. XLIV, Tab. P. — Sachs, Bot. Ztg. 1862, Taf. IX. — Vgl. auch die hierher gehörigen Daten bei van Tieghem, Symmetrie de structure etc. Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XIII.

zu durchlaufenden Internodien ergebenden Modificationen; im Cotyledonarknoten vereinigen sie sich mit denen des Cotyledon und der Wurzel.

Ein abnormes Verhalten zeigt das zwischen der Insertion des Scutellum und des ersten scheidigen Blattes stehende gestreckte Internodium der Keimpflanze von Zea Mais. Es enthält eine ein breites Mark umgebende ringförmige Gefässbündelmasse, welche sich in der Insertionsstelle des Scutellum in den Strang der ersten Wurzel fortsetzt. Jene Ringmasse kommt zu Stande durch die Vereinigung der unteren Enden der vielsträngigen ersten Laubblattspuren mit der des ersten Scheidenblatts. Dieses enthält in der Regel 2 rechts und links vor der Mittellinie liegende Stränge. Beide liegen im Knoten einwärts und etwas nach hinten, erst im Knoten durch eine bogige Verbindung anastomosirend, um dann in dem Ringe, sich verbreiternd, abwärts zu steigen. Auch von dem Verbindungsbogen geht ein Zweig senkrecht abwärts. Die Spuren der Laubblätter sind vielsträngig und von der Weite des ganzen Stengelumfangs; die unteren Enden der nächsten treten unter dem Knoten des Scheidenblatts zwischen und neben die des letzteren, um mit ihnen den Ring zu bilden. In diesem sind, wenigstens nach den bisherigen — noch zu vervollständigenden — Untersuchungen die einzelnen Spurstränge nicht mehr unterscheidbar. — Seltener sind in dem ersten Scheidenblatte ausser den beiden seitlichen noch 2 kleinere symmetrisch in der hinteren Hälfte, neben der Medianlinie des Scheidenblatts liegende vorhanden; sie scheinen sich im Knoten mit den seitlichen zu vereinigen. Einmal fand sich im Querschnitt des Internodiums, mitten in der Vorderseite, ausserhalb des Rings ein kleines isolirtes Bündel dessen Herkunft und Verlauf zweifelhaft blieben.

Die Bezeichnungen vorn und hinten sind hier überall so zu verstehen, dass die dem Scutellum zugekehrte Seite die hintere ist.

Die oben mehrerwähnten Eigenthümlichkeiten des Bündelverlaufs bei Aroideen und Pandaneen seien schliesslich hier im Zusammenhange kurz dargestellt[1]).

Eine Anzahl von Formen weicht von dem Palmen-Typus nicht ab, nur dass bei manchen derselben die Bündel von ihrem Eintritt in den Cylinder eine lange Strecke weit in der Rinde verlaufen. Eine zweite Kategorie unterscheidet sich von den erstgenannten dadurch, dass die Bündel auf ihrem abwärts gehenden bogigen Wege innerhalb des Cylinders, schon weit von der Oberfläche desselben, vereintläufig werden. Auf Querschnitten finden sich daher nach innen von der peripherischen Lage »zusammengesetzte« Bündel d. h. solche, welche an den Verschmelzungs- oder Trennungsstellen getroffen sind. Bei einer dritten Gruppe endlich werden die Bündel bei ihrem Eintritt in die Cylindermitte nicht nur vereintläufig, sondern durch Anastomosen nach allen Richtungen verbunden in exquisiten Fällen derart, dass ähnlich wie bei Nymphaeaceen (p. 262) schon dicht unter dem Vegetationspunkt ein reiches, nach allen Seiten ausgezweigtes Netz die eintretenden Blattspuren aufnimmt und der typische Bogenverlauf nur andeutungsweise zu erkennen ist.

In die erste Kategorie gehört zunächst das Rhizom von Acorus gramineus und A. Calamus; die Mehrzahl der Bündel steigt, wie bei den oben genannten Cyperaceen, mehrere Internodien schräg abwärts durch die dicke Rinde, diese ist daher, besonders auffallend bei A. gramineus, im Querschnitt von mehreren Bündelkreisen durchsetzt. Ferner eine Anzahl epiphyter Formen mit gestreckten Internodien; und zwar alle von v. Tieghem untersuchten Monsterineen (Heteropsis-, Monstera-, Rhaphidophora-, Scindapsus-Arten mit Blattspurbündeln, welche theils im Knoten sofort ins Blatt treten, grösstentheils aber vor ihrem Eintritt in dieses zwei Internodien weit die Rinde durchlaufen; sodann die untersuchten Arten von Anthurium und Pothos, bei welchen ebenfalls rindenläufige Bündel, je nach Species in verschiedener Zahl und Vertheilung vorhanden sind, mit Ausnahme des A. Miquelianum, welches sonach dem einfachen Palmentypus angehört. Die zweite Kategorie schliesst sich durch die untersuchten Arten der Gattung Philodendron an die soeben betrachteten Formen unmittelbar an. Wie bei diesen ist ein Theil der Bündel vor seinem Austritt in die Blätter durch (zwei) Internodien rindenläufig. Bei Ph. micans geben sämmtliche Bündel getrennt durch die Internodien und nur in den Knoten finden Vereinigungen

1) S. van Tieghem, l. c.

derselben statt, welche dann abwärts steigen, um in der Peripherie des Cylinders zu endigen. Bei anderen Arten (Ph. Rudgeanum, hastatum, tripartitum) finden sich die Vereinigungsstellen im Innern des Cylinders auch in den Internodien, so dass der Querschnitt hier vielfach »zusammengesetzte« Bündel neben einfachen zeigt. Mannichfach modificirt nach der Streckung der Internodien, dem Vorhandensein oder Fehlen von Rindenbündeln u. s. w. und specifischen Eigenthümlichkeiten kommt dieses Verhalten nach v. Tieghem allen untersuchten Aroideen mit einigermassen gestreckten Internodien und eingeschlechtigen Blüthen zu (Homalonema-, Aglaonema-, Dieffenbachia-, Syngonium-Arten und anderen nachher zu nennenden), von zwitterigen bei Calla palustris, Lasia ferox, Spathiphyllum. Ferner gehören die Stämme der Pandaneen (Pand. javanicus, pygmaeus) hierher. Die dicken, kurzgliedrigen, cylindrischen (Alocasia) oder meist knollenförmigen Stämme anderer, eingeschlechtiger Aroideen, Alocasia odora, Colocasia antiquorum, Caladium esculentum, Dracunculus, Arum, Richardia aethiopica etc. gehören der dritten Kategorie an, indem ihr Bündel im Innern des Stammes nicht nur vielfach vereintläufig, sondern durch Anastomosen netzartig verbunden sind. Manche Formen, wie Syngonium, bilden den Uebergang zwischen der zweiten Gruppe und der dritten. Auch bei kleinen Rhizomzweigen von Richardia aethiopica lässt sich der typische bogige Verlauf, zumal im Zweigende, noch gut erkennen; bei Alocasia, Dracunculus, Caladium esculentum bildet der Gefässbündelkörper »ein verwickeltes Netz, an welchem es bei der sorgfältigsten Zergliederung eines macerirten Stammes unmöglich ist, ein Bündel mit Sicherheit eine auch nur kurze Strecke weit zu verfolgen.« Doch lässt sich immerhin, zumal in der Stammspitze, auch hier erkennen, wie die Bündel aus der Blattbasis bogig nach der Stammmitte und von hier auswärts und abwärts laufen.

IV. Commelineen-Typus.

§ 69. Die Bündel im Stengel der untersuchten Commelineen und mancher 'otamogetonen haben einen von dem der meisten Monocotylen verschiedenen, nehr dem der Piperaceen (p. 260) und Mirabilis (Cap. XVI) ähnlichen Verlauf. lieser ist besonders deutlich bei der in den Gärten als Tradescantia albiflora llverbreiteten Pflanze und sei für diese zuerst beschrieben. Fig. 119 und 120.

Aus dem scheidig stengelumfassenden Grunde der alternirend zweizeiligen lätter treten in der Regel je 8 Bündel bogig in den Knoten (1), um von da nkrecht bis gegen den nächsten (2) abzusteigen. Sie stehen im Internodium itlich ungefähr in gleicher Entfernung von einander, und von der Stammitte ungleichweit, aber um mindestens $\frac{1}{4}$ des Radius ab. Dicht über dem 2. noten convergiren sie bogig und nach der Stammmitte zu, um sich im Knoten lbst paarweise zu 4 Strängen zu vereinigen. Diese 4 Stränge sind stärker als e ursprünglichen 8; sie stehen nahe der Stammmitte übers Kreuz und laufen nkrecht hinab bis zum nächsten Knoten (3) wo sich jeder an den Vereinigngspunkt zweier im Knoten 2 austretender ansetzt. Jedes Internodium zeigt ernach im Querschnitt (Fig. 120) zunächst 12 Stränge, 4 innere, kreuzweise stellte, und ringsum einen unregelmässigen Kreis von 8 schwächeren (*b*). 1 diesen 12 Blattspurbündeln kommen (auch nach der Ausbildungsfolge zutzt) noch meist 11—12 Bündel, welche aussen von den 8 äusseren Spurrängen in einen Kreis geordnet sind, der sammt etwas kleinzelligerem Parenym zwischen den Bündeln, die Rinde von dem bündelführenden Cylinder harf abgrenzt. Einzelne dieser Bündel liegen auch wohl mehr nach innen, vischen den 8 äusseren Spursträngen. Diese 11—12 Bündel treten nicht in ätter aus, sondern laufen bis in das jüngst angelegte Internodium hinauf;

durch die Internodien ziemlich senkrecht, in den Knoten etwas nach innen gekrümmt und neben den austretenden Spursträngen ausbiegend. Unregelmässige kurzgliedrige Querstränge verbinden sie in älteren Knoten untereinander und mit den Blattspurbündeln.

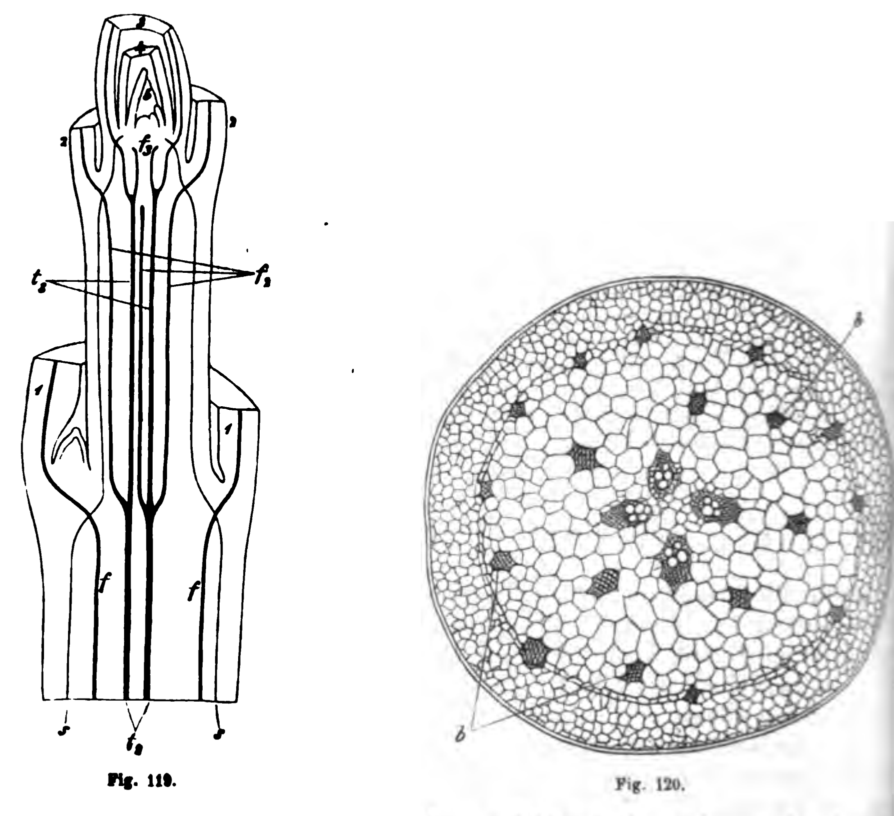


Fig. 119.

Fig. 120.

Abweichungen von den angegebenen Zahlen finden sich manchmal, z. B in den unteren Internodien von Seitensprossen, wo oft insgesammt nur 18–1 Bündel im Querschnitt sichtbar sind — z. B. 3+6 Spurstränge und 10 stamm-eigene.

Wesentlich den gleichen Verlauf der Spurstränge sowohl wie stammeige

Fig. 119 und 120. Tradescantia albiflora. Fig. 119. Umrisse und Bündelverlauf ei in Kali durchsichtig gemachten, durch Längsschnitte eines Theils der Rinde und des Cy ders entledigten Stengelendes. Die Schnittfläche ist dem Beschauer zugekehrt, die bei die Lage oben laufenden Bündel dunkel, die in der Tiefe laufenden blasser gehalten. Die succe siven Blätter durch die Ziffern 1—5 bezeichnet, Blatt 6 am Vegetationspunkt eben ange Vor dem Medianstrang von 1 eine Axillarknospe. Von Blatt 1, 2 und 3 sind die Bündel sicht bar; *f* die getrenntläufigen, *t* die vereintläufigen Stücke. Von 3 sind vier *f* zu sehen, zw (rechts der mediane) ins Blatt laufend, zwei andere, mitten und vorn, an der Austrittsstel abgeschnitten. Von Blatt 2 drei *f*, der mittlere abgeschnitten. Die Linie *s* zeigt den Lauf de stammeigenen Stränge. Vergr. etwa 25.

Fig. 120 (40). Querschnitt durch ein junges Internodium. In der Mitte die 4 vereint Stränge; aussen 8 getrenntläufige, die 3 peripherischen derselben mit *b* bezeichnet; dann de Kreis von 10 stammeigenen.

fand ich bei allen darauf untersuchten übrigen Commelineen: Commelina agraria Kth., C. procurrens Schl., Tradescantia zebrina, virginiana, Spironema fragrans, Dichorisandra thyrsiflora, D. oxypetala, Maravelia zeylanica. Nur ist bei allen diesen die Zahl der Bündel jeder Kategorie eine höhere als bei Trad. albiflora, zumal bei den letztgenannten sechs Arten mit dickem Stengel und vielsträngigen Blättern. Die Anordnung der getrennt- und der vereintläufigen Bündel ist hiernach complicirter und noch näher zu untersuchen.

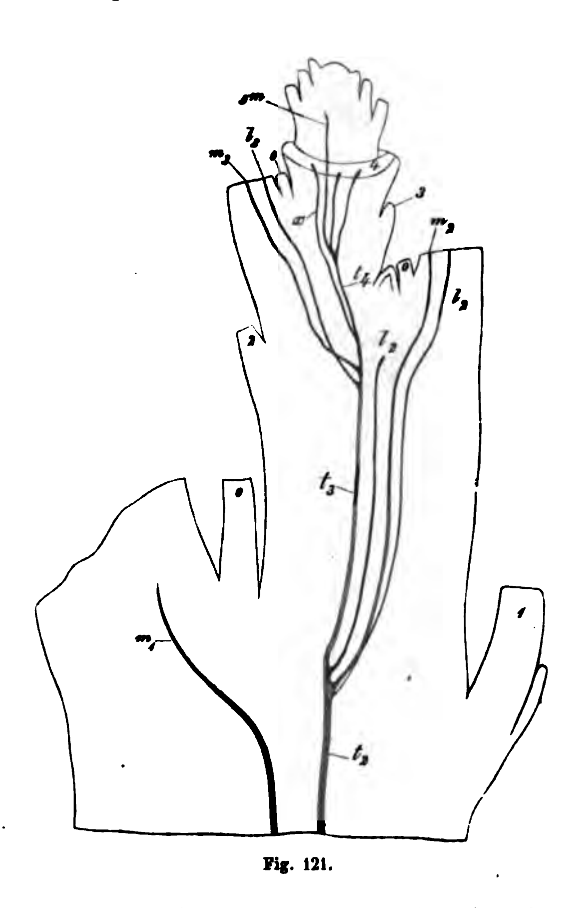


Fig. 121.

Potamogeton natans (Fig. 121) hat zweizeilig alternirende, manchmal lurch Drehung des Stengels?) aus dieser Stellung verschobene Blätter und

Fig. 121. Potamogeton natans (40). Stengelende durchsichtig gemacht, im unteren heil die äusseren Gewebschichten durch Längsschnitte entfernt. Successive Blätter und Zuhör successive beziffert. *m* Medianstrang, *l* Lateralstränge des durch die Ziffer bezeichnen Blattes. *t* die vereintläufigen Stücke. *x* ausnahmsweise weit eigenläufiger Strang von latt 4. Die Medianen der Blätter 1—3 alterniren rechts und links in der Ebene des Papiers or der Mediane von 2 die zugehörige Axillarknospe). Ueber 3 erfolgt eine Drehung, so dass e Mediane von Blatt 4 gerade nach vorn, die von 5 nach hinten zu liegen kommt. Der Meanstrang von 5, 5*m*, läuft daher ganz in der Tiefe des Präparats. Die Lateralstränge von 5 ad die stammeigenen sind (noch) nicht sichtbar. *o* = Stipularscheide der Blattbasis.

dreisträngige, gegen 180° weite Blattspur. Die 3 Stränge dieser treten bogig gegen die Stammesmitte und hier getrennt durch ein Internodium hinab, der stärkere mediane der Mittellinie näher als die beiden seitlichen. Im nächsten Knoten treten alle drei zu einem Strange zusammen, welcher dann bis zum 2. Knoten hinabläuft und sich hier an die Vereinigungsstelle der nächstuntern Spur ansetzt (selten bleibt einer der Lateralstränge bis gegen diese Ansatzstelle hin eigenläufig, Fig. 121 x). In dem Internodium stehen hiernach, auf dem

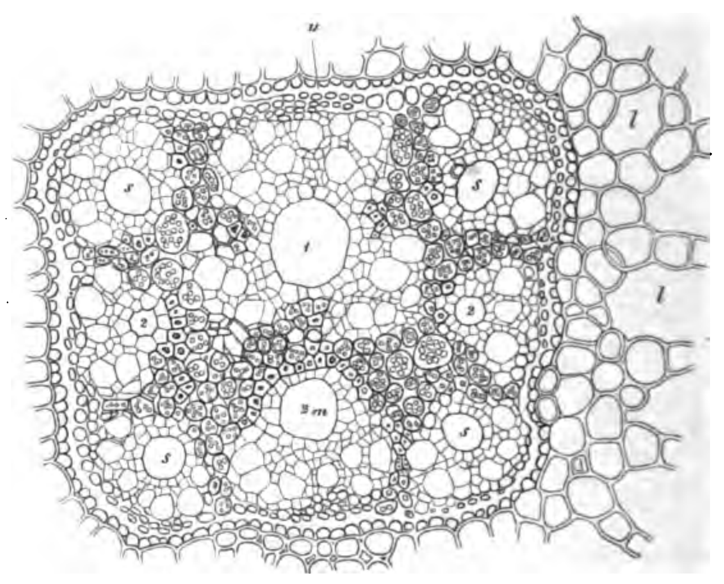


Fig. 122.

stumpf rechteckigen Querschnitte (Fig. 122) des die Bündel enthaltenden »Cylinders« an jedem Ende des kleinen Querdurchmessers ein grösseres Bündel, beide einander gegenüber; das eine (1) ist die vereintläufige Spur des zweitobern, das andere etwas kleinere (2 m) der Medianstrang des nächstobern Blattes. An den Enden des längeren Querdurchmessers steht je ein kleines Bündel (2, 2): Lateralbündel des letztgenannten Blattes. Beiderseits von jedem Lateralbündel, also vor jeder Ecke des Querschnittrechtecks, tritt dann ferner noch ein kleines stammeigenes Bündel (s, s) auf. Die Medianbündel erscheinen zuerst, die lateralen nachher, die stammeigenen viel später. In den Knoten treten frühzeitig zwischen allen unregelmässige Anastomosen auf, in welche auch die kleinern corticalen Siebröhren- und Faserbündel (p. 242) eintreten.

Unter den übrigen untersuchten Potamogetonen hat P. perfoliatus wesent-

Fig. 122 (145). Potamogeton natans. Axiler Gefässbündel führender Körper des Internodiums, Querschnitt. u einseitig verdickte (amylumhaltige) Endodermis. Aussen von derselben lacunöses (amylumreiches) Rinden-Parenchym, l Luftlücken. — Erklärung der Ziffern im Texte. Die zarten Gewebegruppen der bezifferten Kreise sind die Siebtheile, die weiten Maschen in denselben die Siebröhren der Bündel; die Kreise, in welchen die Ziffern stehen — zumeist in Lücken verwandelten — Gefässtheile derselben. Zwischen den Bündeln Amylumführendes Parenchym; und Sklerenchymfasern mit engem, als dunkler Punkt erscheinendem Lumen.

ich denselben Bündelverlauf. Auch das Rhizom von P. pectinatus scheint ich, nach unvollständiger Untersuchung, ebenso zu verhalten. Bei anderen rten ist dieser den beschriebenen ähnlich, jedoch einfacher und zwar etwa in em Maasse vereinfacht, als die durchschnittliche Grösse der Blätter abnimmt.

P. lucens und P. gramineus haen einsträngige, erst im Knoten eim Austritt ins Blatt in drei Bünel getheilte Blattspur. Jede geht ahe der Stammmitte und dicht neen der des nächstuntern Blattes urch ein Internodium hinab und ereinigt sich dann, im Knoten, mit tzterer (vgl. Fig. 124). Im Querhnitt des Internodiums liegen soich 2 Blattspurbündel, und zwar icht neben der Mitte, in dem die edianen beider Blattzeilen verbinenden Querdurchmesser. Später s die Blattspuren tritt nahe bei dien, in der zur Ebene der Blattmeanen senkrecht stehenden radialen ngsebene, ein kleines verticales ammeigenes Bündel auf; in den oten frühzeitig quere und schräge astomosen wie bei P. natans.

P. densus zeigt wesentlich den eichen Bau mit dem auffallenden nterschiede, dass jeder Blattstrang it rechtwinklig bis zur Stammesitte einbiegt und sich im nächsttern Knoten an die Biegungsstelle s hier austretenden Stranges direct setzt, dass also nur ein axiles attspursympodium neben den 2 ammeigenen vorhanden ist. P. ctinatus in seinen aufrechten Stenn, Fig. 123, P. pusillus und Zani-

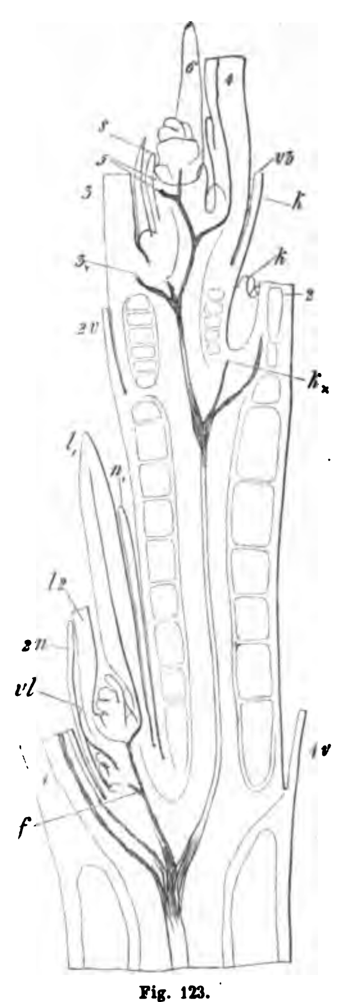


Fig. 123.

Fig. 123. Potamogeton pectinatus, Sprossende (40). — Dicker, in Kali durchsichtig gechter Medianschnitt, unten parallel der Medianebene beider Blattzeilen; oben, von Blatt n, ist diese Ebene um fast 90° gedreht. Successive Blätter von 1—6 successive beziffert. ie zu dem gleichbezifferten Blatte gehörigen blattgegenständigen Scheidentheile. *s* eine Squala intravaginalis von Blatt 3. In der Mitte die Gefässtheile des Gefässbündel-Sympodis deutlich; das oberste deutliche Bündel geht zu dem (in der Tiefe liegenden) Blatt 6; das 5 gehende ist, da 5 wegen erwähnter Drehung dem Beschauer zugekehrt war, quer durchchnitten. In den Blattachseln (bis 5) je eine Axillarknospe deutlich. Die zu Blatt 2 gehöe in der Tiefe liegend, ihre Theile mit *k*, das in sie tretende Gefässbündel mit k_+ bezeich-. Die zu Blatt 3 gehörende noch klein; die Ausbildung des in sie tretenden ersten Gefässdels jedoch schon beginnend in dem Winkel, wo sich das Bündel 3_+ (welches in Blatt 3

chellia palustris haben dieses axile Sympodium allein, ohne die beiden stammeigenen Stränge, worauf unten zurückzukommen sein wird.

P. crispus zeigt ein etwas abweichendes, unten zu beschreibendes Verhalten.

Nicht unwahrscheinlich ist es, dass zu dem in Rede stehenden Typus des Bündelverlaufs der von Hydrocharis, Stratiotes und Verwandten gehört, doch sind hierüber noch Untersuchungen anzustellen.

Der Querschnitt der Stolonen von Hydrocharis Morsus Ranae[1]) zeigt im Querschnitt 4 übers Kreuz gestellte Bündel, zwei grössere und 2 kleinere, die gleichnamigen einander gegenüber. Wenige Zellenlagen unter der Epidermis liegt ein Kreis von 8—10 kleinen, senkrecht und getrennt durch das Internodium laufenden Bündelchen.

In dem kurzen dicken Stamm von Stratiotes aloides[2]) vereinigen sich die — sämmtlich von den Blättern herabkommenden — Bündel »nach zahlreichen Anastomosen zu einem centralen und 8—9 peripherischen Strängen«. In den dünnen Stolonen laufen diese Stränge senkrecht durch die Internodien.

V. Anomale Monocotyledonen.

§ 70. Unter dieser Ueberschrift mögen einige Fälle des Strangverlaufs zusammengestellt werden, welche von dem der weitaus grössten Mehrzahl der Monocotylen wesentlich abweichen. Die einen betreffen bestimmte Wasserpflanzen; die anderen einige Dioscoreen, deren Bündelverlauf den Dicotyledonen sehr nahe kommt.

a. Potamogeton crispus steht zwar in den übrigen anatomischen Eigenschaften seinen Gattungsverwandten sehr nahe, unterscheidet sich aber von ihnen durch den Bündelverlauf im Stamme. Vgl. Fig. 124, 125.

In jedes der zweizeilig alternirenden, stengelumfassenden Blätter treten im Knoten drei Bündel aus. Die medianen laufen durch die Internodien abwärts in der für P. lucens und gramineus beschriebenen Weise (Fig. 124). Die lateralen (Fig. 125) gehen jederseits fast rechtwinklig ab von einem Strange, welcher den Stengel senkrecht durchzieht und in seiner Stellung und relativ späten Entstehung den stammeigenen Strängen jener anderen Arten genau entspricht, so dass die Ordnung der Bündel im Querschnitt des Internodiums die gleiche ist, wie bei diesen. Die Lateralstränge des Stengels von P. crispus sind jedoch nicht stammeigene. Die Ausbildung ihrer Tracheen beginnt in den Knoten und schreitet von jedem dieser gegen die Mitte des nächstuntern und die des nächstobern Internodiums fort. (Fig. 125, 4, 5).

Ganz ähnlich ist der Verlauf der drei Stränge im Stamme von Zostera marina[3]): ein axiler baut sich sympodial aus den Mediansträngen der Blätter auf,

läuft, im Knoten mit dem von 4 kommenden vereinigt. In der Achsel von Blatt 4 ein stark entwickelter Axillarspross. n_1 und n_2 dessen Niederblätter, l_1 und l_2 seine 2 ersten Laubblätter. Das in l_2 tretende Gefässbündel eben die Ausbildung beginnend. In der Achsel von n_1 ein secundärer Axillarspross angelegt, sein erstes Gefässbündel bei *f* beginnend.

1) Rohrbach, Beitr. z. Kenntniss einiger Hydrocharideen (Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle, Bd. XII, p. 75).

2) Rohrbach, l. c. p, 94.

3) Vgl. Magnus, Bot. Ztg. 1872, p. 216.

zwei seitliche, in einer die Medianebene der zweizeiligen Blätter rechtwinklig schneidenden Ebene gelegen, geben laterale Bündel an die Blätter ab, sind übrigens noch genauer zu untersuchen. In der Anordnung der Bündel im Querschnitt des Internodiums ist Zostera in sofern von Potamogeton verschieden,

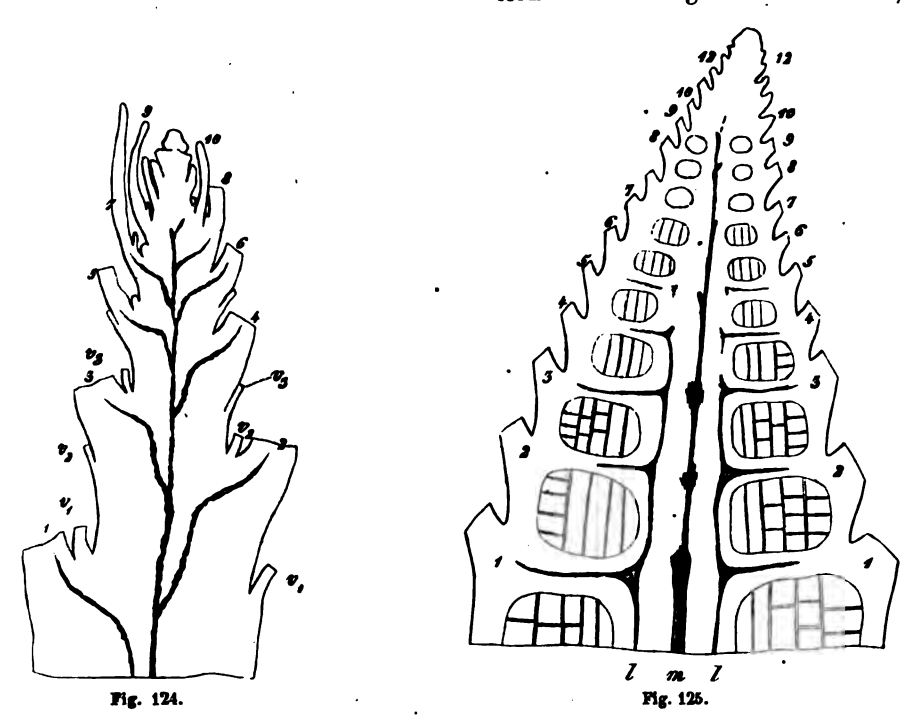


Fig. 124.

Fig. 125.

als bei diesem die lateralen dem Mittelbündel dicht genähert sind', während sie bei jenen weit von ihm entfernt, nahe der Stammoberfläche verlaufen.

Bei Cymodocea aequorea Koen.[1]) tritt der Medianstrang der 7strängigen

Fig. 124. Potamogeton crispus (40). Sprossende, in Kali durchsichtig gemachter Längsschnitt parallel der Medianebene der beiden Blattzeilen. Die successiven Blätter mit 1, 2—10 beziffert; v_1, v_2 . . . die Scheiden der entsprechenden Blätter; an den oberen Blättern waren die Scheiden durch die Präparation undeutlich und sind in der Zeichnung zum Theil weggelassen. Die medianen Gefässbündel von Blatt 9 und 10 eben die Ausbildung beginnend, die obersten Blattanlagen noch ohne solche.

Fig. 125. Potamogeton crispus (40). Sprossende. Dicker medianer Längsschnitt senkrecht zur Medianebene beider Blattzeilen, in Kali durchsichtig gemacht; Scheiden durch die Präparation undeutlich, in der Zeichnung weggelassen. Die successiven Blätter successive beziffert. Die Reihe der ungeraden bezifferten nach oben, dem Beschauer zu, die der gerade bezifferten abwärts gekehrt; desgleichen die zu den betreffenden Reihen gehenden in dem axilen Strange *m* vereinigten Medianbündel. Medianbündel bis zur sechstobern Blattanlage deutlich; die in die beiden Stränge *l*, *l* vereinigten lateralen am 11. obern Blatte, (5) im Knoten beginnend, die Ausbildung von 5 und 4 noch nicht durch das Internodium abwärts vollendet. In den Internodien die Luftkammern von unten nach oben und von aussen nach innen angelegt.

1) Bornet, Recherches sur le Phucagrostis major. Ann. sc. nat. 5e Série Tom. I. Vgl. speciell p. 39. Pl. 6, Fig. 1 u. Pl. 11, Fig. 1.

Blattspur durch den Knoten schräg abwärts in die Mitte des Stammes, um hier senkrecht bis zu dem nächsten Knoten abzusteigen und sich in diesem an den hier austretenden Medianstrang anzusetzen. Der Querschnitt jedes Internodiums zeigt also ein centrales Gefässbündel. Nahe der Peripherie des Stengels ziehen senkrecht durch jedes Internodium 20—25 (an schwachen Stengeln weniger) kleine Bündel, in 2 concentrische Kreise geordnet. Im Knoten theilt sich, nach Bornet, jedes dieser letztern in 2, deren eines in das nächsthöhere Internodium aufsteigt, das andere entweder ins Blatt ausbiegt oder sich mit einem benachbarten peripherischen, oder mit dem axilen Bündel vereinigt. Ausserdem entsteht im Knoten ein reiches Anastomosennetz zwischen den verschiedenen Bündeln. Die peripherischen scheinen stammeigen zu sein; doch sind hierüber noch weitere Untersuchungen zu machen. Cymodocea isoëtifolia verhält sich, nach Querschnitten zu urtheilen, der andern Species ganz ähnlich.

Es bedarf nach dem Gesagten keiner ausführlichen Darlegung, dass Hydrocharis und Stratiotes nach den vorliegenden Daten ebensogut in die gegenwärtige als in die vorige Abtheilung gehören können, was gleichfalls fernere Untersuchung zu entscheiden haben wird.

§ 71. In den Laubstengeln von Tamus und Dioscorea Batatas sind die Gefässbündel nach dem Dicotylentypus, also zu einem markumgebenden Bündelring geordnet. Dass die Bündel ungleich tief ins Mark einspringen, kommt hier allerdings, aber auch bei typischen Dicotylen vor.

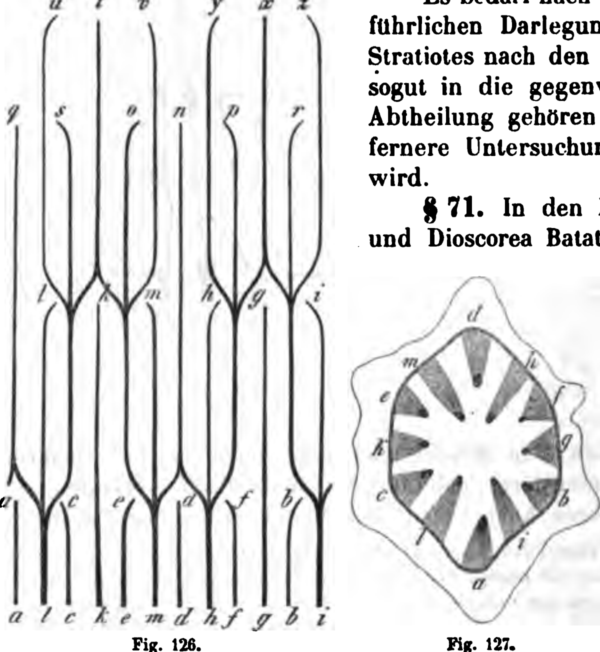


Fig. 126. Fig. 127.

Von Dioscorea Batatas gibt Nägeli l. c. p. 123 folgendes an. Die Blätter sind bald schraubenständig, bald paarig decussirt. Die Blattspur ist dreisträngig. Bei decussirter Stellung (Fig. 126, 127) beträgt ihre Weite etwa 120°. Berücksichtigt man zunächst ihren Verlauf in tangentialer Richtung (Fig. 126), so gehen die 6 Stränge eines Blattpaares ziemlich gerade durch 2 Internodien, wobei sich die lateralen *bc*, *ef*; *hi*, *lm*; *op*, *rs*; *uv*, *yz*) am ersten Knoten mit den dortigen lateralen verschränken. Ueber den Strängen des zweituntern Knotens biegen die beiden seitlichen einer Spur convergirend aus und setzen sich

Fig. 126, 127. Dioscorea Batatas, mit decussirten Blattpaaren; nach Nägeli. Fig. 126. Schema des Bündelverlaufs in einem Sprossende, auf der eben gelegten Cylinderfläche. Fig. 127. Querschnitt durch ein Internodium, die gleichen Bündel mit den gleichen Buchstaben bezeichnet wie am Grunde von Fig. 27. — Weitere Erklärung im Texte.

an laterale Stränge des erstuntern Paares an; der Medianstrang aber (*a*, *d*; *k*, *g*; *t*, *x*) theilt sich in 2 Schenkel, die sich mit den nämlichen Lateralsträngen vereinigen. Die Blattspur tritt hier sehr nahe zusammen und bildet durch Verschmelzen meist eine einzige Masse. Die 6 Stränge eines Blattpaares gehen also nicht weiter als durch 2 Internodien, bis sie mit untern verschmelzen, und der Querschnitt durch ein Stengelglied zeigt 12 Stränge (Fig. 127), von denen 6 am eigenen und 6 am erstobern Knoten austreten. Diese 12 Stränge würden in einen Kreis gestellt sein, wenn sie einen radial senkrechten Verlauf hätten. Dies ist aber nicht der Fall, sondern sie dringen, indem sie weiter nach unten gehen, tiefer in das Mark ein. Indess beschränkt sich der radial schiefe Verlauf fast ausschliesslich auf die Knoten; der gleiche Strang zeigt daher in den beiden Internodien einen ungleichen Abstand vom Centrum. Die Lateralstränge, welche schon in ihrem eigenen Glied weiter nach innen vorgerückt sind als der mediane, zeichnen sich in dieser Beziehung im nächstuntern Internodium noch mehr vor demselben aus. Der Querschnitt durch ein Internodium zeigt hiernach 4 tiefer einspringende, ein Rechteck bildende Stränge, die lateralen für das erstobere Paar, und 8 äussere.

Ueber den Längsverlauf bei spiraliger Blattstellung von Dioscorea und über Tamus vgl. Nägeli l. c.

Der Bündelverlauf im Monocotyledonenstamme ist in neuester Zeit von Falkenberg [1]) einer ausgedehnten Untersuchung unterworfen werden. Das hauptsächlichste, schon 1874 [2]) kurz angegebene, an diese Stelle gehörige Resultat jener Arbeit ist die Auffindung einer neueren Form des Bündelverlaufs in den Laub- resp. blüthentragenden Stengeln von Lilium, Tulipa, Fritillaria, Cephalanthera, Epipactis, Hedychium. Jener Verlauf ist derart, dass die Stränge der Blattspuren von den Knoten aus abwärts und verschieden weit nach innen gegen die Stammmitte dringen und sich dann an tiefer stehenden Blättern zugehörige Stränge ansetzen, ohne sich zuvor nach aussen gebogen zu haben. Im Uebrigen ist es wohl erlaubt, hier auf Falkenberg's reichhaltige Arbeit hinzuweisen und die zum grossen Theil mit ihr in Uebereinstimmung stehenden obigen Paragraphen unverändert abzudrucken, so wie sie vor etwa 8 Jahren niedergeschrieben wurden.

VI. Phanerogamen mit axilem Strang.

§ 72. Eine Anzahl wasser- und sumpfbewohnender und einige in feuchtem Humus lebende, schwach belaubte und schwach bewurzelte Gewächse, theils den Monocotyledonen, theils den Dicotyledonen zugehörend, zeigen das Bündelsystem des Stammes zu einem Strange vereinigt, welcher, von einer relativ mächtigen Rinde umgeben, die Mitte des Stammes der Länge nach durchzieht, und von welchem in den Knoten Bündel in die Blätter abgehen. Mit dieser Einfachheit des Verlaufes sind meist erhebliche Vereinfachungen, stets Eigen-

1) P. Falkenberg, Vergl. Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttg. 1876.
2) Bot. Ztg. 1874, 782.

thümlichkeiten des Baues der Stränge verbunden, weshalb in den § 105 und 116 auf dieselben zurückzukommen sein wird.

Hinsichtlich des gröbern Aufbaues, speciell der Beziehungen zu Blattspursträngen, welche übrigens für viele Fälle noch genaueren Studiums bedürfen, lassen sich zwei Hauptformen unterscheiden. Einerseits nämlich axile Stränge welche sympodial aus schwachen, einander sehr genäherten und der Länge nach verschmelzenden Blattspursträngen bestehen, resp. entstehen, der Anlage nach also von den typischen Bündelsystemen der Phanerogamen nicht verschieden sind; andrerseits solche, welche stammeigen sind, mit dem Stammende acropetal fortwachsen, und von welchen in den Knoten die zu den Blättern tretenden Bündel als Zweige abgehen, resp. sich an sie anlegen. Als intermediäre Formen schliessen sich dann drittens solche an, bei welchen der axile Strang aus longitudinal verschmolzenen Blattspur- und aus stammeigenen Bündeln aufgebaut wird.

In die erste Kategorie gehören von Dicotyledonen Bulliarda aquatica, nach Caspary's Darstellung[1]), Hottonia, Elatine Hydropiper, hexandra, wohl auch E. Alsinastrum, wahrscheinlich Trapa natans; von Monocotyledonen Potamogeton pectinatus, pusillus, welchen sich Zanichellia[2]), Althenia[3]), auch wohl Ruppia[4]) und Verwandte anschliessen. In die zweite von Dicotyledonen: Aldrovandia[5]), Hippuris[6]), Callitriche[7]), Myriophyllum[8]), Ceratophyllum[9]), wahrscheinlich Utricularia, und die nicht wasserbewohnende Piperaceengattung Verhuellia[10]); von Monocotyledonen die Hydrilleen Elodea canadensis und Hydrilla verticillata[11]); Najas[12]) und die Rhizome der wurzellosen, humusbewohnenden Orchideen Epipogon Gmelini und Corallorrhiza innata[13]). Bei Corallorrhiza und den Stolonen von Epipogon geht von dem axilen Strange ein Zweig in jedes der zweizeilig geordneten Schuppenblätter; in dem kurzgliedrigen corallenähnlichen Rhizom von Epipogon fehlen nach Reinke die zu den Blättern gehenden Zweige.

In die dritte, intermediäre Kategorie kann man, nach der Structur und Entwicklung des Stranges, vielleicht Myriophyllum, Hippuris, auch Elatine

1) Schriften d. Physical. öconom. Gesellsch. zu Königsberg, Bd. I, 1860.

2) Schleiden, Beitr. p. 215. — Caspary, Pringsheim's Jahrb. p. 382, 440.

3) Prillieux, Ann. sc. nat. 5e Sér. T. II.

4) Vgl. Irmisch, Ueber einige Arten d. Familie d. Potameen (Abhandl. d. naturw. Vereins f. Sachsen u. Thüringen 1858) p. 44.

5) Caspary, Bot. Ztg. 1859, p. 126, Taf. V. Ibid, 1862, p. 193.

6) Nägeli, Beitr. l. c. p. 56. — Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 191.

7) Nägeli, l. c. — Hegelmaier, Monogr. d. Gattung Callitriche. Idem in Martius, Flor. Brasil. Fasc. 67.

8) Vöchting, Zur Histologie u. Entwicklungsgeschichte v. Myriophyllum. Acta Acad. Leopoldin. XXXVI (1872).

9) Schleiden, Beitr. p. 216. — Unger, Anatom. u. Physiol. 198. — Sanio, Bot. Ztg. 1865 p. 192.

10) Schmitz, Flora 1872.

11) Caspary in Pringsheim's Jahrb. I. Idem, Verhandl. d. Naturforscher u. Aerzte Königsberg 1860.

12) Vgl. Magnus, Beitr. z. Kenntniss d. Gattg. Najas. p. 48.

13) Irmisch, Beitr. z. Morphologie u. Biologie d. Orchideen. — Schacht, Pflanzenzelle 268; Idem, Lehrbuch, II, 21. — Reinke in Flora 1873.

lisinastrum rechnen; sodann gehören dahin die grösseren Potamogetonen, leren ursprüngliche Anordnung stammeigener und Blattspurbündel oben, ı. 282 beschrieben wurde. In der Reihe der beschriebenen Arten dieser Gatung und der verwandten Formen, wie Zannichellia, Althenia, an welche sich ann Elodea, Najas u. s. w. anschliessen, finden sich alle Abstufungen der Verinfachung des Aufbaues (und der Structur) des axilen Stranges: mehrsträngige oder einsträngige Blattspuren neben stammeigenen Bündeln durch die ıternodien laufend, bei den stärkeren, reicher belaubten Formen an dem einen, in stammeigener, im Knoten mit den Blattbündeln vereinigter Strang am ıderen Ende der Reihe.

VII. Farnartige Gewächse.

§ 73. In den jüngeren Keimpflanzen aller hierher gehörigen, darauf unterıchten Formen ist das Bündelsystem des Stämmchens ein Sympodium einrängiger (mit Ausnahme von Equisetum in acropetaler Richtung sich ausbilender) Blattspuren. Das meist im Fusse des Embryo blind endigende erste ündel biegt nach sehr kurzem Verlaufe durch den Stamm in das erste Blatt ıs; von dieser Ausbiegungsstelle beginnt die Bildung eines ins 2te Blatt ausegenden Bündels. Für die nächstfolgenden Blätter verhält es sich ebenso.

Bei Isoëtes, Equisetum, Osmundaceen verbleibt dieser Aufbau aus distincn Blattspuren auch dem Bündelsystem des erwachsenen Stammes. Daslbe gilt möglicherweise für manche Farne mit einfachem axilem Strange. Bei n Lycopodien und Selaginellen lässt sich der axile Strang, welcher den engel durchzieht, resp. die zwei und mehr mancher Selaginellen, seiner Entickklung nach auffassen als ein stammeigener, dessen Kanten von den sympoal vereinigten, einsträngigen Blattspuren gebildet werden — wogegen die copodiee Psilotum triquetrum nur den stammeigenen Strang ohne Blattspuren t. Auch für Marsilia und Pilularia kann man mit Nägeli nach der Entwickng der Bündel eine ähnliche Auffassung festhalten. Bei der Mehrzahl der lices ist zwar ein Zusammenhang zwischen Gestaltung und Anordnung des ındelsystems im erwachsenen Stamme und der Anordnung der Blätter und r in diese eintretenden Bündel deutlich, in einer Anzahl von Fällen, zumal i den zu beschreibenden Formen mit netzförmigen Stammsystem und je ıem Strange für jedes Blatt lässt sich auch jenes in Blattspuren zergliedern [1]). sehr vielen Fällen dagegen ist eine solche Zergliederung ohne Willkür nach n vorliegenden Daten nicht durchführbar, vielmehr ist im Stamme ein Bündelstem verschiedener Gestalt und Complication zu unterscheiden, von welchem bestimmten Orten Bündel für die Blätter abgehen. Die folgende Darstellung t sich nach diesen Thatsachen zu richten und wird auch die willkürlich in attspuren zerlegbaren Stammsysteme jedesmal solchen anschliessen, mit elchen sie nach ihrem thatsächlichen Bau am meisten übereinstimmen.

Es sind hiernach zu unterscheiden einerseits die Typen von Equisetum, munda, Isoëtes, andrerseits die mannichfaltige, durch zahlreiche Intermediärmen zusammenhängende Reihe der Farntypen, welcher die Lycopodien und

1) Siehe Holle, Bot. Ztg. 1875, p. 265 ff.

Selaginellen als ausgezeichnete Einzelfälle unterzuordnen sein dürften und hier nur der Uebersichtlichkeit halber coordinirt sind.

§ 74. Equisetum[1]). Die schwachen Bündel des Stammes sind in einen Mark und Rinde scheidenden Ring geordnet. Aus der Mittellinie jedes Zahnes der Blattscheide tritt ein Bündel in den Stamm, läuft hier senkrecht durch ein Internodium hinab und theilt sich dann, also im nächstuntern Knoten, in zwei kurze Schenkel, deren jeder sich an das nächstseitliche hier austretende Bündel ansetzt. Bei Gleichzähligkeit der Zähne successiver Scheiden alterniren gleich diesen die Bündel successiver Internodien.

§ 75. Osmundaceen[2]). Vgl. Fig. 128—130. Das erwachsene Rhizom von Osmunda regalis hat nach $^5/_{13}$ Divergenz geordnete Blattansätze und kurze Internodien. Seine Mitte wird eingenommen von einem an kräftigen Exemplaren etwa 6^{mm} dicken, unregelmässig stumpf fünfkantigen Prisma, welches besteht aus einem Gefässbündelcylinder (Ring), einer diesen umgebenden schmalen, zartzelligen Parenchymscheide und einem von dem Bündelring umgebenen parenchymatischen, mit braunen Sklerenchymzellen durchsäten Mark. Dieses Prisma wird umschlossen von einer 2—5^{mm} dicken schwarzbraunen sklerotischen, aber stärkemehlreichen Rinde, durch welche die ebenfalls von dünner zarter Parenchymscheide umgebenen Gefässbündel aus dem Ring schräg aufwärts in die Blätter laufen (Fig. 128). In jedes Blatt tritt ein Bündel; in dem Cylinder ist die Anordnung der Bündel der von Coniferen mit alternirenden einsträngigen Blättern durchaus ähnlich (Fig. 130). Aus einem Blatte n tritt ein Bündel in den Cylinder ein und läuft ziemlich genau senkrecht, in der Regel durch 13 Internodien, abwärts, um sich dann, neben dem senkrecht

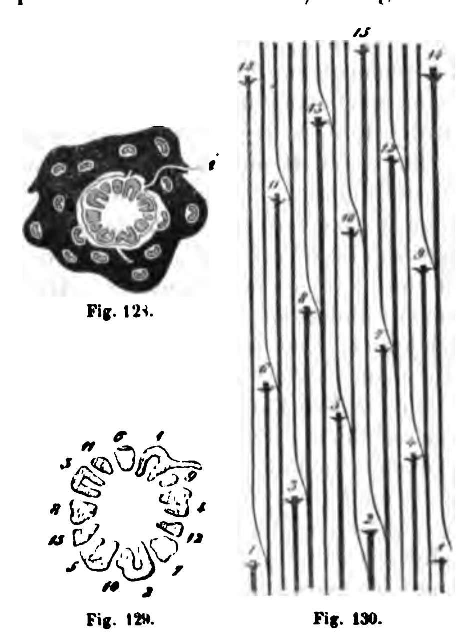


Fig. 128. Fig. 129. Fig. 130.

Fig. 128 und 129. Osmunda regalis. Fig. 128. Querschnitt durch einen kräftigen Stamm von oben, d. h. dem Scheitel des Stammes aus gesehen, etwa zweimal vergr. *i* unterstes Blattspurbündel, von ihm ein Wurzelbündel durch die Rinde abgehend. Fig. 129. Stück des Bündelrings in voriger Figur, stärker vergrössert. 1 unterstes, gerade an seiner Eintrittsstelle in den Ring durchschnittenes Spurbündel mit einem der 2 sich hier ansetzenden Wurzelbündel. Die Ziffern 1—13 bezeichnen die im Querschnitt sichtbaren Spurbündel der 13 successiven Blätter. 10 abnormer Weise mit 2 vereinigt. Vgl. Fig. 130.

Fig. 130. Osmunda regalis. Schema des Gefässbündelverlaufs im Stamm in der eb...

1) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 3, p. 143, Beitr. l. c. p. 57. — Cramer in Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. Heft 3, p. 21. — Hofmeister, Vergl. Unters. p. 93. — Duval-Jouve, Hist. nat. des Equisetum de France 1864.

2) Goppert, Flora 1848, Taf. IV, A. — Unger, Denkschr. d. Wiener Academie, Math.-Naturwiss. Classe. Bd. VI (1853). — Milde, Monogr. Osmundae, p. 32.

untern Blatte n—13 ausbiegend an die anodische Seite des zum Blatte n—8 gehörigen Bündels anzulegen und mit diesem zu verschmelzen. Selten erfolgte in den untersuchten Fällen die Anlegung und Verschmelzung schon nach kürzerem Verlaufe, z. B. von dem Strang 10 in Fig. 130 acht Internodien unterhalb der Austrittsstelle. Die Bündel sind an ihrer Austrittsstelle aus dem Cylinder am stärksten, im Querschnitt hufeisenförmig; im Blattstiel behalten sie diese oder wenigstens Halbmondform bei. Im Stammcylinder nehmen sie nach abwärts zuerst allmählich, zuletzt rasch an Dicke ab und erhalten keilförmigen Querschnitt. Sie werden hier durch schmale Parenchymstreifen (Markstrahlen) von einander getrennt. Aus dem Beschriebenen ergibt sich der Bau des gesammten Stammquerschnitts Fig. 128. — Die zu den ersten Blättern der Keimpflanze gehenden Bündel vereinigen sich zu einem marklosen axilen Strang, welcher sich allmählich zu dem markumgebenden Bündelringe erweitert.

Bei Todea africana und T. hymenophylloides finden sich ganz ähnliche, hier nicht ausführlich zu beschreibende Erscheinungen, wie bei Osmunda.

Während sich hiernach der Bündelverlauf dieser Gewächse und der Equiseten ganz dem Dicotylentypus unterordnen lässt und speciell an Coniferen Juniperus, Widdringtonia [1]) anschliesst, behalten

§ 76 die Isoëtes-Arten in ihrem aufs Minimum verkürzten Knollenstamme nach Art untergetauchter Wasserpflanzen einen axilen marklosen Strang, welcher sich zunächst durch Vereinigung der inneren Enden der einzähligen Blattspurstränge sympodial aufbaut. Phylloglossum dürfte sich hier zunächst anschliessen. [2])

§ 77. Psilotum und Lycopodium. Der beblätterte Stengel von Psilotum triquetrum [3]) hat einen Gefässstrang mit 2—8 an der Oberfläche mehr oder minder vorspringenden Kanten. Derselbe ist durchaus stammeigen, die kleinen Blätter erhalten keine Gefässbündel. Doch besteht, nach Nägeli, eine Beziehung zwischen den Kanten des Stranges und den Blattinsertionen. »In einiger Entfernung (etwa 3—8 mm) senkrecht unter jedem Blatte springt eine Kante des Stranges besonders stark vor und verliert sich allmählich nach unten, etwas rascher nach oben. Die Kanten des Stranges sind daher in einem Stengeltheil um so zahlreicher, je zahlreicher die verticalen Reihen der übrigens sehr unregelmässig gestellten und nur schwer auf cyclische Anordnung zurückzuführenden Blätter.«

Die Blätter der Lycopodien [4]) sind je nach Arten und Individuen in alternirende, zwei- bis mehrgliedrige Wirtel oder schraubig mit $^2/_9$, $^2/_{11}$, $^2/_{13}$ etc. Divergenz geordnet. Sie erhalten je ein dünnes Gefässbündel. Der Stamm

gelegten Cylinderfläche, bei $^5/_{13}$-Blattstellung. Die Blattbündel an den Austrittsstellen nach der genetischen Folge numerirt, jedes neben der Austrittstelle mit 2 durch kurze Querstriche angedeuteten Wurzelansätzen. An 2 und 10 die in dem dem Schema zum Grunde gelegten Fall beobachtete Anomalie, dass 10 an 2 dicht unter des letztern Austrittsstelle sich anlegt, anstatt seinen Weg bis 2—5 fortzusetzen.

1) Vgl. oben, p. 257 und Geyler, l. c., speciell Taf. IV.
2) Vgl. Mettenius, Bot. Ztg. 1867, p. 98.
3) Nägeli, Beitr. l. c. p. 52.
4) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 132. — Cramer, in Nägeli u. Cramer Beitr. Heft 3. — Hegelmaier, Bot. Ztg. 1872, p. 789 ff. — Sachs, Lehrbuch, p. 354.

wird von einem starken, etwa cylindrischen axilen Strange durchzogen, in welchem die § 107 zu beschreibenden, symmetrisch vertheilten Streifen und Bänder von Tracheiden nach aussen Vorsprünge bilden, welche gleich den in die Blätter gehenden Bündelchen und den oben erwähnten Kanten bei Psilotum aus engen Spiraltracheiden bestehen und wie jene hier kurz Kanten heissen mögen. Die Bündel der Blätter legen sich (von der Blattbasis aus verfolgt), nach bogigem Abwärtsverlaufe durch die Rinde, an die Kanten des axilen Stranges an. Wenn die Gewebedifferenzirung beginnt, ist in der Kante zunächst ein Bündel Spiraltracheiden, welches die directe Fortsetzung des ins Blatt tretenden bildet, einige Internodien hinabsteigt und sich dann auf die Ausbiegungsstelle eines tiefer austretenden ansetzt. Erst später bilden sich die weiter innen liegenden Massen grösserer Tracheiden aus.

Nach diesen Thatsachen und den Entwicklungserscheinungen kann man den axilen Strang als einen stammeigenen auffassen, an dessen Kanten sich unmittelbar sympodial vereinigte Blattspurstränge anlegen. Dieselben Thatsachen lassen jedoch ebensogut zu, von einem polyarchen (§ 107) axilen Strang zu reden, welcher von seinen Kanten Zweige in die Blätter abgibt.

Die Anlegung des ins Blatt austretenden Stranges erfolgt jedenfalls sehr bald nach dem Hervortreten der Blattanlage selbst. Die Ausbildung jedes Bündels von Spiraltracheiden beginnt da, wo sich der Strang an die Ausbiegungsstelle eines tiefern ansetzt, und schreitet gegen die betreffende Blattspitze zu fort, um dann von seiner Ausbiegungsstelle von neuem in derselben Richtung zu einem höhern Blatte zu gehen. Sie geschieht, wenigstens innerhalb des Stengels, sehr rasch, so dass Hegelmaier nur in günstigen Fällen, bei L. alpinum, einen Strang von Spiraltracheiden finden konnte, dessen durch die Rinde zum Blatt gehender Theil nicht schon gleich dem untern, in der Kante laufenden ausgebildet war, und Cramer für L. Selago gleichzeitige Ausbildung des ganzen Bündels von seiner untern Ansatzstelle bis zur Blattspitze angibt — während Hegelmaier im Blatte selbst basipetale Ausbildungsrichtung findet.

Die Kanten des axilen Stranges sowohl wie die Blattzeilen sind nach den Arten, den Individuen und den Sprossen verschiedener Ordnung eines Individuums von mannichfaltig wechselnder Zahl und entsprechen einander in der Regel an einem und demselben Sprosse weder der Zahl noch der Anordnung nach, und zwar anscheinend um so weniger, je grösser die Ziffer beider. Allerdings fand Hegelmaier eine Correspondenz beider in 75 Procent der durch decussirte Blattpaare vierzeilig beblätterten letzten Verzweigungen von L. alpinum, bei etwa 60 Procent der Zweige von L. complanatum. In den meisten Fällen dagegen ist die Zahl der Kanten geringer als die der Blattzeilen: bei L. Selago z. B. mit fünfgliedrigen Wirteln (also 10 Zeilen) 4—6, bei L. inundatum mit $^2/_9$ Stellung der Blätter 4 oder 5, bei den erwähnten Zweigen von L. alpinum 8, u. s. f. Auch höhere Zahl der Kanten als der Zeilen scheint vorzukommen nach Hegelmaier's Angabe, dass in den vegetativen Hauptachsen von L. clavatum und annotinum bei Schraubenstellung mit $^2/_9$, $^2/_{11}$, $^2/_{13}$ Divergenz 10— 17 Kanten gefunden werden.

Bei genauer Correspondenz der Blattzeilen und Kanten setzen sich auch alle Blattbündel einer Zeile der entsprechenden Kante an. In den gegentheiligen Fällen kann eine Kante nur von einer Zeile, muss aber vielfach von mehr als einer Zeile Bündel aufnehmen. Gewöhnlich nimmt sie nur die Bündel zweier benachbarter, bisweilen aber noch einzelne Bündel entfernterer Zeilen auf.[1]) Die Bündel setzen ihr inneres Ende regellos bald auf der rechten, bald auf der linken, bald auf der innern Seite des nächstuntern an.

§ 78. Selaginella. Eine Anzahl Arten, wohl die meisten, wie S. Martensii, S. helvetica, pubescens, rupestris etc., haben in jedem Sprosse ein axiles

1) Vgl. Cramer, l. c. p. 14, Taf. 30, 31.

band- oder plattenförmiges Gefässbündel, dessen Flächen in Beziehung zum Boden oben und unten, dessen Ränder also seitlich, rechts und links stehen; bei einigen, wie S. pubescens, ist dasselbe auf seiner unteren Fläche in der Mittellinie und neben jedem Seitenrand mit einem scharfen Leistenvorsprunge versehen. Die Blätter erhalten je ein kleines Bündel und diese verhalten sich in ihrem Verlaufe und ihrer Anlegung aneinander sowohl als an den stammeigenen Theil den Blattbündeln von Lycopodium gleich. Ihre Anlegung an den Strang findet an dessen Seitenrändern statt; bei den Arten mit zwei zweiseitswendigen Doppelzeilen von Blättern legen sich an jeden Seitenrand die Bündel des entsprechenden Zeilenpaares (also von einer Zeile Ober- und einer Unterblätter); bei der S. rupestris mit vielzeiligen Blättern treten die Stränge mehrerer Zeilen zu jedem Rande. — S. Kraussiana, Galeottii[1]) und die meisten übrigen articulatae[2]) haben statt des einen axilen Stranges zwei, neben der Mittellinie längs je einer Blatt-Doppelzeile verlaufende; jeder nimmt die Blattstränge seiner Seite, einer Ober- und einer Unterblattzeile, an seinem äusseren Rande auf, in derselben Anordnung, wie in der ersterwähnten Reihe von Fällen.

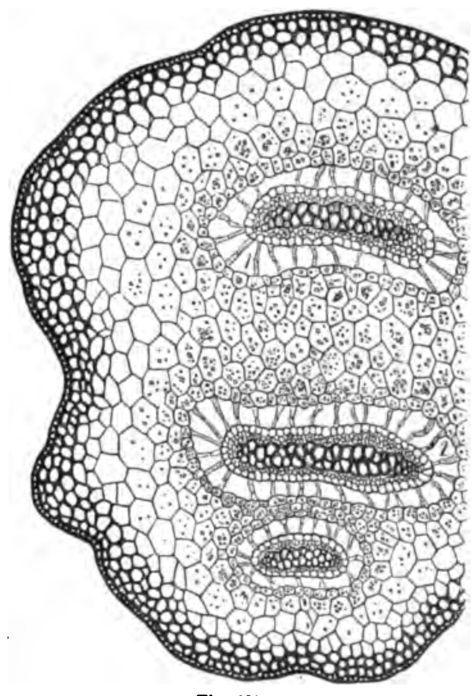


Fig. 131.

Andere Arten der Gattung zeigen andere Anordnung der Stränge im Stamm, »2 mediane, 3 mediane, 3 ein Dreieck bildende, zahlreiche zerstreute«[3]); S. inaequalifolia zeigt drei mediane (Fig. 131), S. Lyallii in ihren starken, über den Boden tretenden Haupttrieben 10 oder 12 im Querschnitt in 3 parallele, aequidistante Reihen auf eine ohngefähr quadratische Fläche vertheilt; bei der Zahl 10 derart, dass je 3 rundliche zwei gegenüberliegende Seiten des Quadrats bilden, je ein quergestrecktes die Mitte der 2 anderen Seiten einnimmt, zwei andere rundliche, in der Mitte des Quadrats liegen und mit den 2 quergestreckten eine vierzählige, den dreizähligen parallele Reihe bilden. Andere Querschnitte desselben Sprosses zeigen an Stelle eines der quergestreckten zwei sich berührende, runde, ohne Zweifel Theilungsproducte jener. Der Verlauf der Bündel und die Anlegung der Blattstränge ist für die nicht mit einem

Fig. 131. Selaginella inaequalifolia, Querschnitt des Stammes (150). Aus Sachs, Lehrb.

1) Nägeli, Beitr. l. c. p. 53. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen.
2) A. Braun, Monatsber. d. Berliner Academie, 27. April 1865.
3) Vgl. A. Braun, l. c.

axilen oder 2 seitlichen Bündeln versehenen Sprosse noch nicht untersucht. Bei der mit vielzeiligen homomorphen Blättern versehenen S. spinulosa ist ein einfacher axiler Strang von rundlichem Querschnitt (und von dem der anderen Arten abweichendem Bau) vorhanden; die Blattbündel legen sich ringsum an denselben an.

Filices und Hydropteriden.[1])

§ 79. Es wurde oben schon hervorgehoben, dass in der Keimpflanze dieser Gewächse immer ein axiler, aus einzähligen, acropetal entwickelten Blattbündeln aufgebauter Strang ist. In vielen Fällen beginnt auch jeder Seitenspross mit einem solchen.

Bei einer Anzahl von Formen bleibt dieser Bau auch dem erwachsenen Stamm. Bei der überwiegenden Mehrzahl verbreitert sich der Strang und gestaltet sich zu einer Röhre, welche einen Parenchymcylinder, Mark, umgibt und von einer parenchymatischen Rinde umgeben ist. An jeder Blattinsertion hat die Röhre eine Lücke, Blattlücke, von deren Rand die Bündel ins Blatt abgehen, im übrigen ist sie geschlossen oder netzartig durchbrochen. Von diesem einfachen Bündelrohr — Bündelring im Querschnitt — sind mehrere Specialformen zu unterscheiden.

In relativ wenigen Fällen kommen zu dem einfachen Rohre accessorische, mark- und rindenständige Bündel hinzu oder es treten mehrere concentrische Rohre, resp. Ringe auf.

a. Axiler Strang und einfaches Bündelrohr.

§ 80. Ein axiler Strang, von welchem ein Zweig an jedes Blatt abgeht, durchzieht, wie bei submersen Phanerogamen, die schwimmenden Stämmchen von Salvinia und Azolla. Er findet sich ferner in den Rhizomen von Pilularia minuta, ausnahmsweise auch schwacher P. globulifera,[2]) den untersuchten Sämmchen von Hymenophyllum-,[3]) Gleichenia-, Lygodium-,[4]) wohl auch Schizaea-Arten, den blattlosen Stolonen von Nephrolepis. Der Strang hat meist kreisförmigen, bei Salvinia rotundifolia hufeisenförmigen Querschnitt.

§ 81. Bei zahlreichen Farnen erweitert sich der ursprüngliche axile Strang in dem erstarkenden Stamme zur Röhre, welche grösstentheils ringsum geschlossen ist und nur an jedem Knoten, unter der Blattinsertion, eine relativ kleine Spalte oder Blattlücke hat, durch welche das Markparenchym mit der Rinde in Verbindung steht, und von deren Rande ein oder mehrere Bündel in

---

1) Mohl, Structura candicis filicum arborearum etc. in Martius, Ic. Plantar. crypt. Brasil. Tab. 29—36. — Verm. Schriften, p. 108. — Hofmeister, Beitr. zur Kenntniss d. Gefässkryptogamen. II. — Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften V. 603. — Stenzel, Ueber d. Bau u. d. Wachsthum d. Farne. Nov. Acta Acad. Leopold. Bd 28. — Mettenius, Ueber den Bau von Angiopteris, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IX, p. 500. — Trécul, Ann. sc. nat. 5. Ser. T. X, p. 344 u. XII, p. 218.

2) Russow, Vergl. Unters. p. 13.

3) Mettenius, Hymenophylleen, l. c. (vgl. oben, p. 138).

4) Russow, l. c.

das Blatt abgehen. Hierher gehören zumeist Formen mit dünnem kriechendem Rhizom und alternirend-zweizeiligen Blättern: die untersuchten Marsilia-Arten, normale Exemplare von Pilularia globulifera [1]) mit sehr kleiner Blattlücke, von deren unterem Rande ein Blattbündel entspringt. Die meisten Arten von Dennstaedtia (D. tenera, scandens, davallioides, punctilobula) haben eine bis auf die Blattlücke geschlossene Röhre, das in das Blatt tretende Bündel entspringt von dem ganzen Rande der Lücke als eine continuirliche concave Platte, die nur ausnahmsweise an ihrem Grunde eine Strecke weit in mehrere neben einander liegende Stränge gespalten ist. »Die gleiche Structur findet sich bei sämmtlichen Arten von Microlepia und Hypolepis, bei den letzterer Gattung nahestehenden Arten von Phegopteris und den Arten von Pteris aus der Abtheilung von Pt. vespertilo, aurita«; ferner bei Polypodium Wallichii und conjugatum, auf deren Gefässbündelröhre zuerst R. Brown aufmerksam machte, und von deren schmal spaltenförmiger Blattlücke jederseits ein Bündel ins Blatt tritt [2]). Von den Hymenophylleen zeigt Loxsoma ein geschlossenes Röhrenbündel [3]) über dessen Blattlücken keine Angaben vorliegen. Von Schizaeaceen sind vielleicht die Schizaea-Arten hier zu nennen, welche jedoch von Russow aus unten (§ 106) zu erörternden Gründen wohl mit Recht in unsere vorige Kategorie gestellt werden, im übrigen noch wenig untersucht sind. Unter den Ophioglosseen findet sich der beschriebene Bau in dem Rhizom von Botrychium Lunaria [4]). Bei Ophioglossum vulgatum fand Hofmeister [5]) das der nächsten Kategorie angehörende Bündelnetz des Rhizoms zuweilen streckenweise zum geschlossenen Rohre verschmolzen.

§ 82. Die meisten Filices mit aufsteigendem oder aufrechtem Rhizome resp. Stamme, vielzeiligen Blättern und wenig gestreckten Internodien unterscheiden sich von dem eben beschriebenen Typus im Grunde nur dadurch, dass die Blattlücken relativ gross, die sie trennenden Streifen des Bündelrohrs relativ schmal sind. Das Rohr hat hiernach die Form eines N e t z e s, dessen Maschen die Blattlücken sind. Von den Maschenrändern zweigen sich die Blattbündel ab, um durch die Rinde schräg aufwärts zur Blattinsertion zu laufen. Die Stränge der Stammmaschen sind je nach den Arten relativ schmal, von rundem oder elliptischem Querschnitt oder, wie in den Cyatheaceenstämmen, breite, bandförmige, mit den Rändern oft auswärts gekrümmte Platten; die ins Blatt tretenden Bündel zeigen dieselben Verschiedenheiten der Form; ihre Zahl für jedes Blatt, für die erwachsene Pflanze der einzelnen Species innerhalb enger Grenzen beständig, wechselt nach den Arten zwischen 1 und sehr hohen Ziffern. Wo mehrere Stränge austreten, finden zwischen ihnen, zumal bei Cyatheaceen, in vielen Fällen gleich nach dem Austritt aus der Blattlücke netzförmige Anastomosen statt. Aus den verschiedenartigen Combinationen dieser verschiedenen Verhältnisse resultiren die mannichfachsten Einzelformen des Netzes und der Gruppirung der — immer einen Markcylinder umgebenden — Bündel im Stammquerschnitte.

1) Russow, l. c.
2) Mettenius, Angiopteris p. 544.
3) Mettenius, Hymenophyllaceen p. 418.
4) Russow, l. c. p. 117 ff.
5) Beitr. II, p. 664.

Diesem Typus gehören an zahlreiche Polypodiaceen, eine Reihe Cyatheaceen, von Schizaeaceen Aneimia, von Ophioglosseen Ophioglossum (O. vulgatum, O. pedunculosum). Einzelheiten seien nachstehend für einige Beispiele angegeben.

Die Keimpflanze von Aspidium filix mas beginnt mit nach $^{1}/_{3}$ Divergenz geordneten Blättern, deren einzählige Bündel im Stämmchen sympodial zu einem axilen vereinigt sind. Oberhalb des 5.—6. Blattes nimmt der Stamm beträchtlich an Dicke zu, die $^{1}/_{3}$ Stellung geht in $^{3}/_{8}$ über, und von der Ausbiegungsstelle des Bündels des obersten nach $^{1}/_{3}$ geordneten Blattes an beginnt die Bildung des netzförmigen Bündelrohres. Jedes Blatt erhält ein Bündel aus dem untern Winkel der rhombischen Masche oder Blattlücke, welcher seine Basis aufsitzt; oder, anders ausgedrückt, in jedes Blatt laufen zwei Bündel, von der Austrittsstelle der in die beiden nächstseitlichen ältern Blätter gehenden entspringend, nach ihrer eigenen Autrittsstelle spitzwinkelig convergirend und an dieser in ein Bündel vereinigt. Die Wiederholung dieser Bildung baut das Netz rhombischer Maschen auf. Zu Blatt 9 steigt bei $^{3}/_{8}$-Stellung ein Strang von 6 und von 7, zu 7 von 4 und von 5 u. s. w. Im 2ten Jahr wird die Pflanze weit stärker, die Blattstellung geht in $^{5}/_{13}$ über, welche Divergenz der erwachsenen Pflanze verbleibt oder in $^{8}/_{21}$ übergeht[1]).

Jedes Blatt erhält jetzt vom Rande seiner Lücke mehrere Bündel, zunächst bis 5, in erwachsenen kräftigen Stöcken 7: einen vom untern Winkel und 6 von den Seiten der Masche entspringende, von letzteren jederseits 2 schwächere der unteren und 1 stärkeres der obern Hälfte der Masche angehörig. [2]) Der Aufbau der Maschen ist bei $^{5}/_{13}$ Stellung derselbe wie bei $^{3}/_{8}$, im untern Winkel einer jeden, wo der Medianstrang ins Blatt geht, stossen immer 2 von den 2 nächstseitlichen älteren Blattmedianen herkommende Stränge zusammen — von der einen Seite her den dreizähligen, von der andern den fünfzähligen Parastichen folgend (vgl. Fig. 132). Der Querschnitt trifft daher im erwachsenen Stamm 8 (bei $^{8}/_{21}$-Stellung 10—12) Gefässbündel, welche um ein weites Mark einen Kreis bilden; aussen von diesem, in der Rinde, die schräg in die Blattbasis steigenden Bündelchen, je nach der Lage des Schnittes in verschiedener Zahl und Anordnung. Die Gefässbündel des Stammes sind im Verhältniss zu der Masse des Parenchyms schwach, im Querschnitte rundlich oder von aussen und innen abgeplattet (Fig. 133).

Nach den zahlreichen Untersuchungen von Hofmeister, Stenzel, Mettenius findet sich wesentlich derselbe Bau — auch die schmalen, selbst in baumartigen Stämmen schwachen Netzstränge — bei Onoclea Struthiopteris, bei allen untersuchten Arten von Blechnum (incl. Lomaria), Woodwardia, Asplenium, Phegopteris, Aspidium mit mehr als zweizeilig beblättertem Stamm, bei Ophioglossum, Aneimia. Die Verschiedenheiten im Einzelnen beruhen theils auf der der Streckung der Internodien entsprechenden Maschenform — sehr langgestreckte Maschen z. B. bei den ausläuferartigen Rhizomzweigen von Struthiopteris, Aspidium cristatum, an dem kriechenden Stämmchen von A. Thelypteris; ganz kurze breite bei Aspl. filix femina —; theils der Zahl und Anordnung der vom Rande einer Lucke entspringenden Blattbündel. Von den untersuchten Aspidien haben die meisten nach Stenzel's Darstellung 3 oder 5 Bündel für jedes Blatt, eines median aus dem unteren Winkel, die anderen paarig von den Seiten der Masche entspringend; bei Aspid. Thelypteris fehlt nach Stenzel (Tab. V, 18) das mediane, etwa in der Mitte der sehr langgezogenen Masche geht jederseits ein Bündel ins Blatt. Blechnum Spicant (Stenzel, Tab. II, 5) hat 2 seitliche, neben dem untern Winkel der Masche jederseits eins entspringend, Bl. brasiliense dagegen ein medianes und 3 Paar seitliche, von der untern Maschenhälfte entspringende. Bei Asplenium filix femina, dem erwachsenen Rhizome von Struthiopteris[3]), bei Aneimia, Ophioglossum findet das bei Filix mas nur in der Jugend vorhandene Verhalten statt, dass jedes Blatt nur ein medianes Bündel aus dem untern Winkel seiner Lücke erhält. Auffallend ist nach Stenzel's (l. c. Tab. II, 3) Darstellung, dass bei den Schuppenblättern der gestreckten

1) A. Braun, Schuppen d. Tannenzapfen, Nov. Acta Leopold. Vol. XV, p. 278.
2) Hofmeister, Beiträge II. — Stenzel, l. c.
3) Hofmeister, l. c.

Ausläufer von Struthiopteris das mediane Bündel fehlt und dafür jederseits von der Mitte der langen Masche ein Bündel abgeht.

Unter den Cyatheaceen haben Dicksonia (Balantium) antarctica, Karsteniana, Cibotium Schiedei, glaucescens, Plagiogyria biserrata, Alsophila pruinata, blechnoides[1] — im Gegensatz zu ihren unten zu besprechenden nächsten Verwandten — den hier in Rede stehenden Bau. Das so auffallend von den meisten Polypodiaceen verschiedene Aussehen des

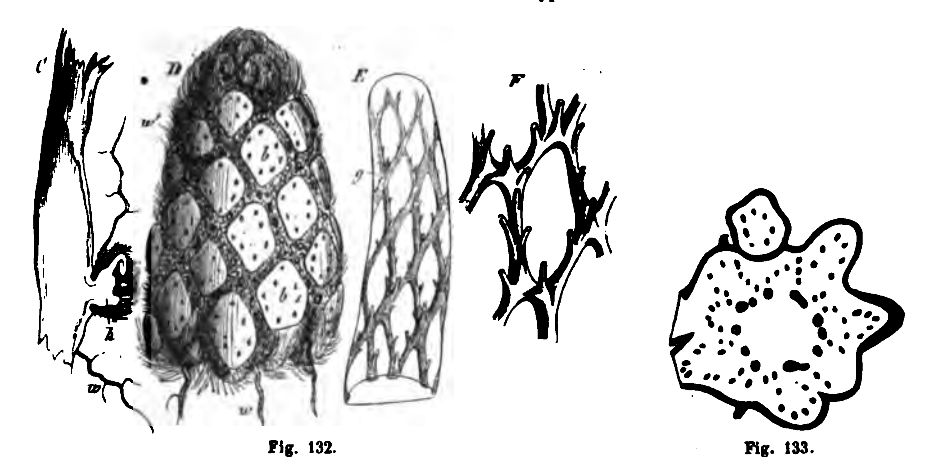


Fig. 132. Fig. 133.

Querschnitts bei den meisten dieser Pflanzen beruht theils auf der Gestalt der Gefässbündel im Stamme selbst, indem diese breite, an den Rändern meist nach aussen gekrümmte Platten mit engen Blattlücken darstellen, theils auf den diese Bündel umgebenden gewaltigen schwarzbraunen Sklerenchymscheiden, theils auf der grossen Zahl dünner oder dem Vorhandensein eines oder weniger breiter rinnenförmiger Blattbündel; endlich auf dem sehr schrägen Aufsteigen der Blattbündel durch die Rinde und den hier vielfach vorhandenen Anastomosen zwischen den zu einem Blatte gehörigen. Vgl. Fig. 141, p. 304. Sind die Internodien kurz, so zeigt der Querschnitt einen das Mark umgebenden Kreis von in Richtung der Peripherie gestreckten oder nach aussen hufeisenförmig gekrümmten braunumscheideten Bündeln, zwischen ihnen Markstrahlen von ungleicher Breite, je nachdem der Schnitt Blattlücken in verschiedener Höhe getroffen hat; aussen von dem Bündelkreise die zu den Blättern gehenden Bündel. Bei gestreckten Internodien und relativ geringer Grösse der Blattlücken kann der Querschnitt ein geschlossenes ringförmiges Bündel zeigen, welches nur an einer Stelle eine Unterbrechung (Blattlücke) und vor dieser in der Rinde Blattbündel zeigt, wie z. B. Karsten[2] für Alsophila pruinata abbildet.

§ 83. Denkt man sich den soeben für Stämme mit mehrzeiligen Blättern eschriebenen Bau auf alternirend zweizeilig beblätterte, horizontal wachsende ıutatis mutandis übertragen, so erhält man zweizeilig rechts und links alterirende Blattlücken, begrenzt durch einen im Stamme median oben und einen

Fig. 132. Aspidium filix mas, nat. Gr. *F* schwach vergr. *D* Stammende, dessen Blätter it Ausnahme der obersten abgeschnitten sind. *B* Blattstielquerschnitt. *w* Wurzeln. *E* ebenılches Stammende, Bündelnetz durch Abschälung der Rinde blossgelegt (*g*). *F* Masche des etzes mit den Ansätzen der Blattbündel. *C* Blattstielbasis mit einer Seitenknospe *h*, Längshnitt. *w* Wurzel. — Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 133. Aspidium filix mas, Querschnitt durch einen starken Stamm mit $^8/_{21}$ Blattellung. Nat. Gr.

1) Mettenius, Angiopteris p. 524.

2) Vegetationsorg. d. Palmen, Taf. IX, Fig. 1.

median unten laufenden Strang, und alternirende Querstränge zwischen diesen beiden. Bei zahlreichen Formen treffen diese Verhältnisse, rein oder mit unbedeutenden Modificationen, thatsächlich zu [1]. Vgl. Fig. 134, 135.

Ihr kriechendes Rhizom zeigt im Querschnitt einen Kreis von Bündeln. Unter diesen zeichnet sich ein längs der Mitte der Oberseite verlaufender Oberstrang (*o* Fig. 134, 135) und ein zweiter ebenso längs der Unterseite gehender Unterstrang (*u*) durch bandförmige Gestalt und beträchtliche Mächtigkeit aus von den übrigen schwachen, vor den beiden Blattzeilen stehenden. Beide starke Stränge werden in regelmässigen, den Blattdistanzen entsprechenden Abständen durch nach oben convex gekrümmte oder winkelig geknickte Querstränge verbunden zu einem Netze, dessen Maschen die Blattlücken sind. Von dem Rande dieser entspringen (nebst den Bündeln für Seitensprosse, *x*) die gegen die meist relativ kleine Blattinsertionsstelle convergirenden, bis zu dieser im Stamme ziemlich radial-senkrecht laufenden Blattbündel (*b*), welche untereinander und mit dem Ober- und Unterstrang durch vereinzelte dünne Querverbindungen anastomosiren können. Die Durchschnitte der Blattbündel sind die kleinen Bündel des Stammquerschnitts; sie bilden in diesem mit dem Ober- und Unterstrang zusammen entweder einen Kreis, wie oben gesagt wurde, oder bei abgeplatteten Stämmen eine elliptische, oft selbst derart eingedrückte Figur, dass Ober- und Unterstrang in die Mitte, die Blattbündelchen ausserhalb zu stehen kommen.

In einfacher Form findet sich das beschriebene Verhalten mit Speciesmodificationen bezüglich der Zahl der Blattbündel, Gestalt der Lücken, Stärke der Stränge etc. bei Asplenium obtusifolium, A. resectum, Acrostichum brevipes, A. Lingua, A. simplex, A. melanopus, Polypodium altescandens, P. tenellum, Nephrolepis ramosa, Aspidium albopunctatum, A. coriaceum (Fig. 135). Bei den Davallien tritt die Complication hinzu, dass die von dem Rande der Blattlücke entspringenden Zweige nicht einfach oder mit unbedeutenden Anastomosen zum Blatte laufen, sondern zunächst ein feinsträngiges Netz bilden, welches die Blattlücke überspannt und eine bestimmte Zahl von Zweigen ins Blatt sendet. Nach der (nach den Species verschiedenen) Zahl dieser Blattstränge ist das Netz einfacher (D. parvula, pedata, heterophylla) oder reichmaschiger und verwickelter (D. bullata, dissecta (Fig. 134) elegans, pyxidata, canariensis etc.

Eine erheblichere Abweichung von dem beschriebenen Bau tritt bei anderen kriechenden und zweizeilig beblätterten Farnstämmen dadurch ein, dass nicht nur die Blattlücke von einem Bündelnetz überspannt, sondern auch statt des Unterstrangs zwei oder mehrere, netzförmig anastomosirende Stränge vorhanden, der Unterstrang gleichsam in ein Netz von Strängen gespalten ist (Fig. 136). Wo Zahl und Anordnung der Stränge sehr einfach sind, wie z. B. bei Polypodium aurisetum, piloselloides, cayennense, oder wo die Ober- und Unterstränge und ihre die Blattlücke abgrenzenden Querverbindungen durch Stärke von den übrigen sehr ausgezeichnet sind, wie bei Platycerium alcicorne, lässt sich der Bau einfach auf das Ober- und Unterstrangschema zurückführen. Vielfach aber sind Oberstrang, Unterstränge und alle Anastomosen von so wenig

1) Mettenius, Angiopteris p. 544. Einzelne Abweichungen und Unregelmässigkeiten vgl. bei Trécul, l. c.

ngleicher Stärke und die Maschen verschiedenen Werthes so wenig regelmässig, dass die Blattlücken nur zu beiden Seiten des Oberstrangs, wo die Bündel in die Blätter austreten, unterschieden werden können. An Stelle des regelmässig von Blattlücken durchbrochenen Rohres ist in den extremen Fällen gleichsam ein reichmaschiges unregelmässiges Netz getreten, dessen Beziehungen

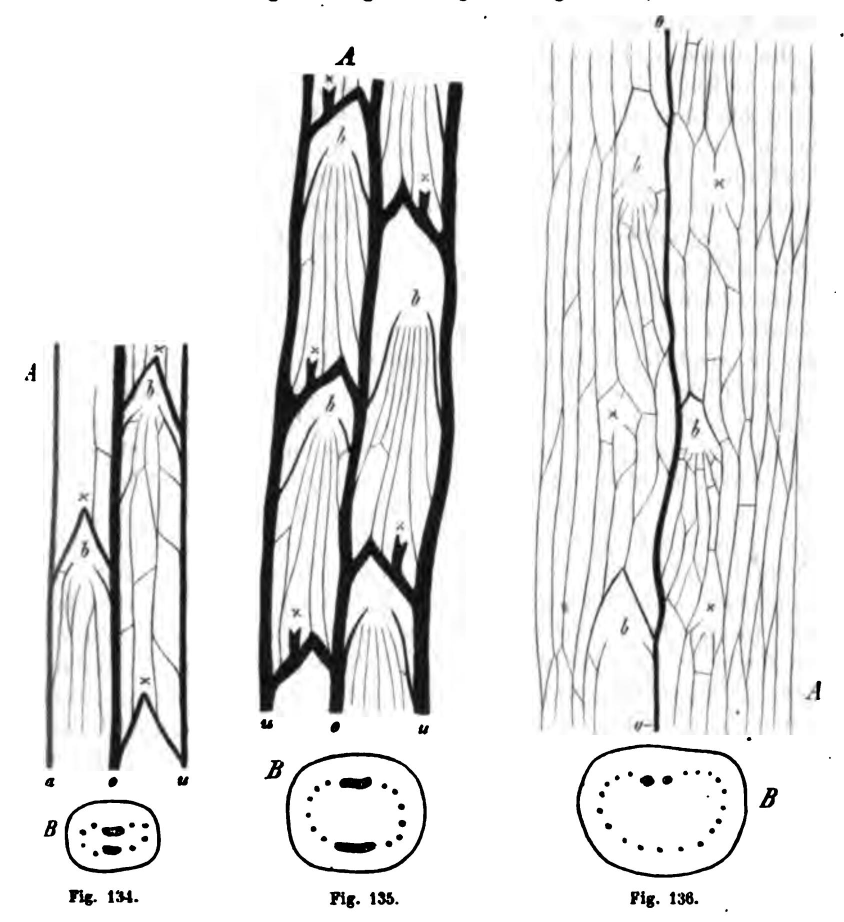


Fig. 134. Fig. 135. Fig. 136.

dem einfachern Typus nur noch andeutungsweise an den regelmässig alternirenden »Blattmaschen« (*b*) erkannt werden können. Beispiele für das Extrem sind z. B. Polypodium vulgare, sporadocarpum, aureum; zahlreiche Arten von Polypodium, Acrostichum axillare zeigen mannichfache Abstufungen zwischen

Fig. 134. Davallia dissecta, Rhizom, schwach vergr. *A* Gefässbündelsystem in der eben gelegten Cylinderfläche. *o* Oberstrang, *u* Unterstrang, *b* Blattinsertionsstelle, unter *x* Ursprungsstelle eines Seitensprosses. *B* Querschnitt. Nach Mettenius.

Fig. 135. Aspidium coriaceum, Rhizom, schwach vergr., nach Mettenius. *A* Bündelsystem in der eben gelegten Cylinderfläche. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 134. *B* Querschnitt.

Fig. 136. Polypodium fraxinifolium, Rhizom, schwach vergr., nach Mettenius. *A* Bündelsystem in der eben gelegten Cylinderfläche. *o* Oberstrang, *b* Blattinsertion, *x* Ursprungsstelle der Seitensprosse. — *B* Querschnitt.

diesen und dem einfachen Ober- und Unterstrangschema. Weitere Einzelheiten s. bei Mettenius, Angiopteris, p. 552 ff., Taf. VII—X.

b. Mehrere concentrische Bündelringe.

§ 84. Eine Anzahl vielzeilig beblätterter Farnstämme — Pteris-, Saccoloma-Arten, Marattiaceen, Ceratopteris — zeigt auf dem Stammquerschnitt mehrere concentrische Ringe einander an Gestalt und Stärke ähnlicher Bündel. Soweit bekannt, schliessen sich die hierher gehörigen Fälle an jene oben beschriebenen Formen an, bei welchen die aus dem Ringe zu einem Blatte laufenden Bündel allmählich und eine grosse Strecke weit schräg durch die Rinde aufsteigen und sowohl untereinander als mit den benachbarten Blättern angehörenden, durch Anastomosen verbunden sind. Die Mitte des Stammes wird durchzogen von einem axilen Strange oder meistens von einem relativ schmalen, ein enges Mark umgebenden Bündelrohr.

Von diesen innersten Bündeln entspringen in regelmässigen, mit der Blattordnung in nächster Beziehung stehenden Abständen plattenförmige oder schmale, aber alsbald zu breiten Netzschichten ausgezweigte Bündel, welche nicht direct in ein ihrer Ursprungsstelle nahes Blatt austreten, sondern eine Anzahl von Internodien hindurch auf- und gegen die Stammoberfläche steigen, um schliesslich in Blätter auszutreten, resp. sich in successive austretende Zweige zu spalten. Jede dieser Bündelschichten hat die Gestalt des Längsabschnitts eines nach oben erweiterten Kegelmantels; jede ist von einem ähnlichen Mantel (und einer sie von diesem trennenden parenchymatischen Rindenzone) umgeben und entspringt mit ihrem untern Ende von den innersten Bündeln. In den Blattinsertionsstellen finden Anastomosen zwischen den successiven Zonen, d. h. der austretenden und der nächstinnern, weiterlaufenden statt. Die auf dem Querschnitt auftretenden Ringe sind die Durchschnitte der Kegelzonen; ihre Zahl in einem bestimmten Querschnitt richtet sich nach dem speciellen Verlauf, zumal dem mit der Streckung der Internodien in naher Beziehung stehenden Grade der Neigung der Kegelflächen.

Der einfachste Fall findet sich bei Pteris elata var. Karsteniana und Pt. podophylla Sw.[1]), wohl auch Pt. Orizabae und Pt. gigantea[2]). Bei den 2 erstgenannten Arten liegt, nach Mettenius, innerhalb einer äusseren Bündelröhre eine zweite enge, zuweilen an einer, zuweilen an zwei Seiten gespaltene. Abschnitte der ersteren biegen unmittelbar in Blätter aus. Abschnitte der letzteren treten, nach aussen sich wendend, in die durch den Austritt entstandenen Lücken der ersteren ein, zusammenfliessend mit der seitlich von der Blattbasis ansteigenden äussern Röhre.

Saccoloma inaequale verhält sich ebenso (Mettenius). Saccoloma adiantoides[3]) zeigt auf dem Querschnitt (Fig. 137) mindestens drei geschlossene oder gespaltene Ringe, entsprechend ebenso vielen Kegelzonen, von denen die äussere allein breit-plattenförmige, concave Abschnitte in die (nach $^{8}/_{21}$ dicht gestellten) Blätter abgibt, die mittlere, nach aussen biegend, in die hierdurch entstandenen Lücken eintritt, die innere endlich die durch das Ausbiegen entstandenen Lücken der mittleren in der gleichen Weise ergänzt.

1) Mettenius, Angiopteris p. 585, Taf. VI, 12—16.
2) Karsten, Vegetationsorg. d. Palmen, l. c. p. 193.
3) Mettenius, l. c. 584, Taf. VI. — Karsten, l. c. p. 194. (Dicksonia Lindeni).

Die innerste dieser Zonen ist je nach den Individuen verschieden: bei den einen, von Mettenius untersuchten, aus zwei platten, im Querschnitt gegeneinander gekrümmten kleinen Strängen gebildet; bei anderen, welche Karsten's Angaben zum Grunde zu liegen scheinen, ein solider cylindrischer Strang. Karsten sagt von diesem, dass er nach unten frei im Markgewebe endige, was mit den obigen, vorzugsweise nach Mettenius gegebenen Daten nicht stimmt und weiterer Prüfung bedarf.

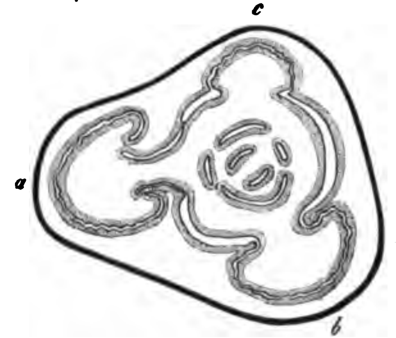


Fig. 137.

Von Marattiaceen mit mehreren Bündelkreisen im Querschnitte dürfte nach den Andeutungen von Mettenius [1]) hierher gehören der cylindrische Stamm der Danaea-Arten mit durchschnittlich drei Querschnittsringen, von denen der äussere aus zahlreichen fadenförmigen Bündeln, die beiden anderen aus breiteren, platten bestehen. Doch bedürfen diese Stämme noch genauerer Untersuchung. Das Gleiche gilt für den verkehrt-kegelförmigen dicken Knollenstamm von Angiopteris evecta, [2]) von welchem Mettenius nur ein starkes Exemplar ausführlich untersucht und beschrieben hat. Durchschnitte des Stammes zeigen 5—6 unregelmässige, in einander übergehende Zonen, resp. Ringe. Aus einem das Mark umgebenden unregelmässigen Bündelnetz entspringen in der Blattordnung entsprechender Folge schräg nach aussen steigende Stränge, deren jeder sich bald ausbreitet und spaltet in ein schräg nach aussen und oben aufsteigendes, wenig regelmässiges Netz von der Form eines Kegelabschnittes, dessen Stränge mit denen benachbarter gleichwerthiger Abschnitte in Maschenverbindung stehen. In jede Blattbasis tritt eine Anzahl von der jeweils äussersten Zone abgehender Zweige aus (in den Rücken und die Seiten des Blattgrundes), und zum Ersatz der ausgetretenen tritt ein entsprechender Abschnitt der nächstinnern Zone aus der Tiefe der Achseln des betreffenden und der beiden nächstuntern seitlichen Blätter nach oben in die Aussenzone. Abschnitte der 3ten Zone treten in die so entstandenen Lücken der 2ten u. s. f., jeweils netzförmige Verbindungen mit der nächstäusseren Zone eingehend. Weitere Anastomosen zwischen den Zweigen der successiven Zonen kommen in der Blattinsertionsstelle selbst zu Stande, und zwei der innern Seite der Blattbasis angehörende Bündel werden von der in die Lücke der äusseren tretenden 2ten Zone entsendet. An dem untersuchten Stamme hatten die unteren Zonen schmale, etwa cylindrische Bündel, welche weitmaschige unregelmässige Netze bildeten; die oberen (dem im Wachsthum stille stehenden Ende des abgestorbenen Stammes nahen) breit plattenförmige Bündel mit engen Netzlücken; die örtlich intermediären stellten auch in Bezug auf die Netzgestalt Mittelformen dar; die in die Blätter tretenden Bündel waren denen der Zonen, von denen sie entsprangen, ähnlich gestaltet. Demgemäss zeigten Querschnitte in verschiedener Höhe entweder mehrere concentrische, oder durch schräge Streifen (die getroffenen in äussere Zonen abbiegenden Abschnitte) unregelmässig verbundene Ringzonen von kleinen, rundlichen, durch reichliches Parenchym getrennten Bündeln — entsprechend wohl dem gewöhnlichen Vorkommen bei den knolligen Marattiaceenstämmen; oder aber Ringe, von denen die äusseren wenigstens aus

Fig. 137. Saccoloma adiantoides. Querschnitt durch den Stamm, nach Mettenius. Nat. Bei *a* das bandförmige Gefässbündel eines Blattes, von dem äusseren Ringe eben abgeht; *b* und *c* Bündel zweier successive höherer Blätter, als Ausbuchtungen des äussersten es auftretend. Die in die Blätter tretenden Bündel fein undulirt. Die Bündel aller Kreise einer Scheide dunkleren, dickwandigeren Parenchyms umgeben. — In meinen Exemplaist der innerste Bündelkreis theils enger, theils ein einziger runder Strang an seiner Stelle anden. —

1) l. c. p. 524. — Vgl. auch Brongniart, Archives du Muséum d'hist. nat. Tom. I, p. 439, XXXIII, und Karsten, Vegetationsorg. d. Palmen, Taf. IX, Fig. 10.
2) Brongniart, l. c.

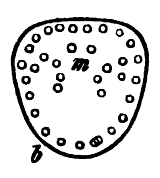
breiten plattenförmigen Stücken, getrennt durch wenige Parenchymstreifen, bestanden. Weitere Einzelheiten vergl. bei Mettenius, l. c.

Die Untersuchung eines jungen Stämmchens von Angiopteris zeigte mir ein durchaus typisches, von weiten Blattlücken durchbrochenes Bündelrohr; zwei starke Blattbündel entspringen unten an den Seitenrändern der Lücke und steigen durch die Rinde schräg aufwärts, innerhalb dieser in ihre ins Blatt austretenden Zweige getheilt. —

Die concentrischen Zonen dünner Bündel im Stämmchen von Ceratopteris thalictroides dürften ebenfalls hierher gehören, bedürfen aber noch genauer Untersuchung. Vgl. Mettenius, l. c. p. 530.

c. Accessorische mark- und rindenständige Bündel neben dem einfachen Bündelrohre.

§ 85. Unter den Cyatheaceen haben, nach Mettenius, die oben p. 29.. erwähnten Formen nur das typische, von Blattlücken durchbrochene Rohr plattenförmiger Gefässbündel, deren Ränder an den Lücken auswärts gekrümmt sind. Andere Arten, wohl die meisten der Genera Cyathea und Alsophila, haben neben dem so beschaffenen Gefässbündelkörper kleine Bündel, welche von den Blattlücken aus durch Mark und Rinde verlaufen und hier ein lockeres zartes Netz bilden. Die relativ dünnen, vom Rande der Blattlücke in den Blattstiel tretenden Stränge ordnen sich so, dass sie im Querschnitte der Insertion des letztern resp. der Blattnarbe, in einem nach unten convexen einfachen oder mit den Enden oben eingeschlagenen Bogen stehen, der bei schwächern Blättern wenig Bündel zählt, z. B. bei jungen Exemplaren von Hemitelia capensis 13—14, von Alsophila radens Klf. 4, Cyathea arborea Sm. 13 Bündel[1]); oder aber, bei starken Exemplaren resp. Arten, bilden sie zwei reichzählige mit den Enden eingeschlagene Bögen, einen nach unten convexen dem untern, einen nach oben convexen dem obern Rande der Blattlücke entsprechenden und resp. von diesen entspringenden. Die eingeschlagenen Enden beider Bögen sind nach unten und gegen die Mitte der Blattnarbe gerichtet, derart, dass ihre Bündel jederseits zwei annähernd parallel zur Narbenmitte verlaufende Reihen bilden. Vgl. Fig. 138.



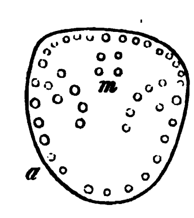


Fig. 138.

In dem von dem einzigen oder von dem obern Bogen umschriebenen Raum treten nun ferner relativ wenige — bei den von Mettenius beschriebenen Hemitelia capensis, Alsophila radens, Cyathea arborea je 2; bei einer Cyathea spec. 7, bei Alsophila Haenkei 4, bei Cyathea Imrayana 2 oder 4, bei C. ebenina 2 Bündel in den Blattstiel aus. Dieselben entspringen nicht von dem Rande der Blattlücke, sondern sind zwar innerhalb und ausserhalb dieser sowohl mit dem Rande selbst als auch untereinander durch zahlreiche starke (meist sklerotischen

Fig. 138. Cyathea Imrayana Nat. Gr. Zwei alte Blattnarben, von einem todten Stamm, *a* tiefer, *b* höher am Stamme. *a* mit 4, *b* mit 2 Markbündeln über *m*.

1) Mettenius, Angiopteris, l. c. Taf. V.

2) Mohl, in Martius, Icones l. c., Verm. Schriften p. 110. Zahlreiche werthvolle Details bei Trécul, l. c. XII, p. 270.

chymatisch umscheidete) Anastomosen verbunden, laufen dann aber durch die Blattlücke abwärts in das Mark. (Fig. 139, 140 *m*).

Hier gehen sie sofort nach ihrem Eintritt steil bogig ein- und abwärts und spalten sich in spitzwinkelig abwärts divergirende Zweige, welche theils in der Mitte, theils in der Peripherie des Markes weitergehen und von denen sich die

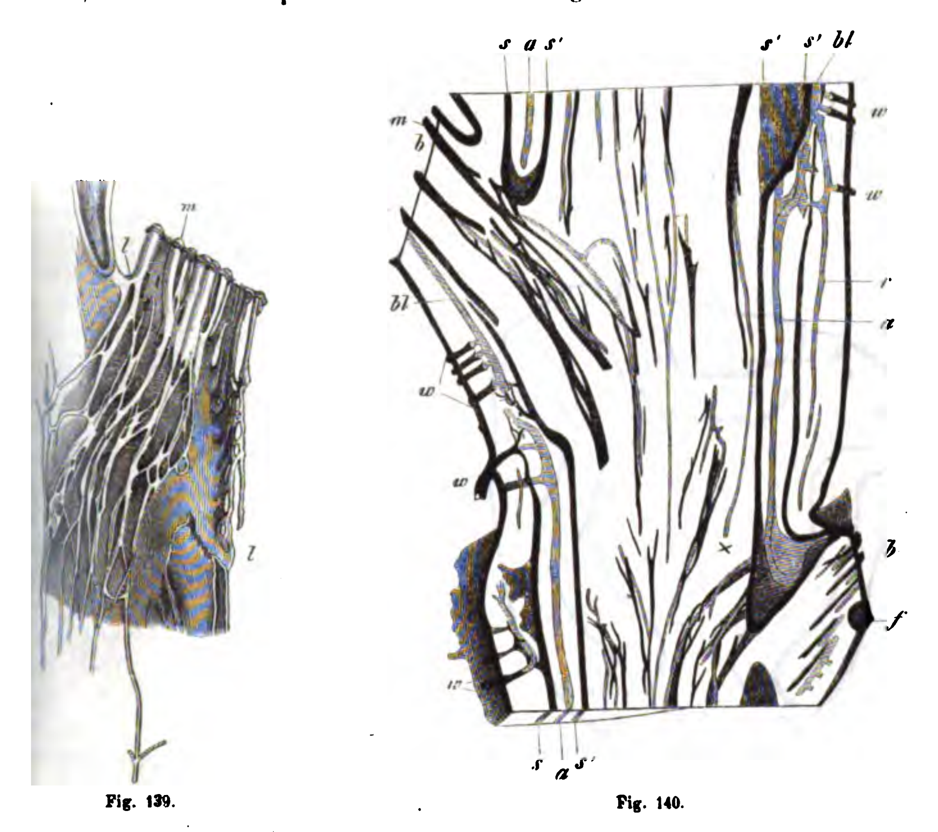


Fig. 139. Cyathea Imrayana. Nat. Gr. Von einem todten Stamm, dessen sämmtliche Veichtheile ausgefault sind. Der Stamm der Länge nach mitten durchgeschnitten, von innen esehen. Die Figur zeigt ein Stück des Gefässbündelrohrs mit einer genau längs-halbirten latllücke *l*—*l* und Blattnarbe. Von jener sieht man die die Gefässbündel begleitenden Sklerachymstränge abgehen und von diesen die die Markbündel begleitenden sich abzweigen nd ins Mark absteigen, verzweigt und anastomosirend, einige mit spitzen blinden Enden; das n weitesten abwärts reichende anastomosirte mit einem von einem tiefer stehenden Blatte ommenden. Von den in der Blattnarbe endigenden Bündeln kommt *m* aus dem Marke, ie übrigen vom Rande der Blattlücke.

Fig. 140. Cyathea Imrayana, axiler Längsschnitt durch denselben Stamm wie Fig. 141 nd 142. Nat. Gr. Der Schnitt ist etwa 3mm dick, grösstentheils durchscheinend; die in eine ache gezeichneten s c h w a r z e n Sklerenchym- und b l a s s e n Gefässstreifen liegen nicht alle enau in, aber doch alle nahe dieser Fläche. Einzelne aus der Tiefe durchschimmernde Stücke er Haupt-Sklerenchymscheide *s*—*s'* und unten zwei schräg gesehene Stücke der Stammoberiche sind von der Schnittfläche aus abschattirt. Die Buchstaben *a*, *s*, *s'*, *f* haben dieselbe edeutung wie in Fig. 141. *r* Rindenbündel, *b* Blattnarben, *bl* in Blätter austretende Gefässündel, *w* Wurzelansätze, *m* ein ins Mark laufendes Blattbündel. Ueber *x* blindes Ende eines ikroskopisch untersuchten) Markbündels.

einen an gleichnamige, von tiefer stehenden Blättern kommende Zweige spitzwinklig anlegen, die andern blind endigen. An der Blattlücke sind die für sich etwa borstendicken Bündel von braunem Sklerenchym rings umscheidet oder einseitig gestützt, und diese geschlossenen oder einseitig offenen Sklerenchymscheiden begleiten die Bündel eine längere Strecke weit abwärts, um theils ebenfalls mit gleichnamigen, von nächstseitlichen und tiefer stehenden Blättern kommenden Scheiden zu anastomosiren, theils nach unten schmäler zu werden und blind und spitz zu endigen, während die Gefässbündelchen ihren Abwärtsverlauf über diese Endigungen hinaus allein fortsetzen. (Vgl. Fig. 140). Je nach dem einen oder dem anderen Verhalten bilden die Sklerenchymscheiden für sich daher entweder ein das ganze Mark durchsetzendes

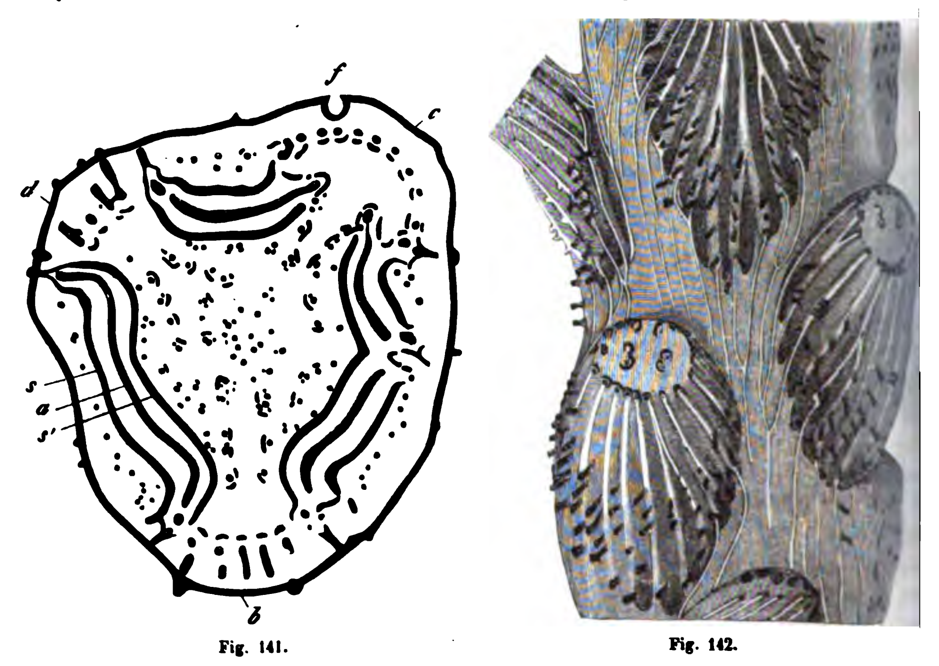


Fig. 141. Fig. 142.

derbes Netz, wie z. B. bei einem als Cyathea ebenina vorliegenden Stämmchen, oder sie ragen von jedem Blatte aus ein- und abwärts als ein Büschel blind und spitz endigender Stränge, welche untereinander viele, mit den zu benachbarten

Fig. 141. Cyathea Imrayana. Querschnitt durch den lebenden Stamm, natürl. Grösse. Von oben gesehen. Bei *b*, *c*, *d* Blattlücken. Alle ganz schwarzen Streifen und Punkte sind Sklerenchym-, alle blasseren Gefässbündelquerschnitte. In und an den Blattlücken, zumal *c* und *b*, Wurzelbündel, in die Peripherie gehend. *f* Grübchen der Blattbasis. *a* Gefässbündel des Hauptrohres, *s* äussere, *s'* innere Platte seiner Sklerenchymscheide. Innen von *s'* das Mark mit seinen, aussen von *s* die Rinde mit ihren Bündelchen.

Fig. 142. Cyathea Imrayana. Stück eines lebenden Stammes mit 4 Blattstielbasen, nach Abschälung der äusseren Rindenschichten, von aussen gesehen. Die Ränder von 4 Blattlücken, die von ihnen entspringenden, in die Blätter gehenden Bündel mit den daran sitzenden (schwarzen) Wurzelanlagen und die in der Rinde absteigenden Bündelchen sind frei gelegt, letztere und die Wurzeln ganz frei, die übrigen noch von wenigem durchsichtigem Parenchym bedeckt, durch welches sie klar sichtbar und alle Theile in ihrer natürlichen Lage zusammengehalten sind. Natürl. Grösse.

Blättern gehörenden Büscheln weniger, oft nur ganz einzelne Anastomosen zeigen, z. B. Cyathea arborea, Hemitelia capensis (Mettenius), C. Imrayana, und wohl die meisten anderen Arten; bei Alsophila microphylla und villosa werden die Gefässbündel innerhalb des Markes nur von isolirten spindelförmigen Sklerenchymsträngen begleitet, welche erst in der Blattlücke zu Scheiden zusammenschliessen (Mettenius). In den meist zur Untersuchung kommenden vertrockneten Stämmen pflegen die unbescheideten weichen Theile der Gefässbündel unkenntlich, die derben Sklerenchymstränge allein deutlich erhalten zu sein. Da ihr Verlauf nach dem Gesagten auch den der Gefässbündel veranschaulicht, so ist derselbe schon hier angegeben worden.

Manche, nicht alle Arten haben ausser den markständigen auch accessorische rindenständige Bündelchen. Bei C. Imrayana (Fig. 142) entspringen diese von ins Blatt tretenden Bündeln dicht über deren Abgangsstelle von der Blattlücke; und zwar von den meisten, aber nicht von allen den seitlichen und untern Rand der Lücke verlassenden. Sie steigen von ihrer Ursprungsstelle steil-bogig hinab in das Parenchym der Rinde, einzelne, um sich nach einer kurzen Strecke eigenen Verlaufs mit einem anderen von derselben Blattlücke kommenden zu vereinigen, die meisten, um mitten in der Rinde ziemlich gerade abwärts zu steigen und in der Nähe nächstseitlicher unterer Blattlücken sich entweder an hier entspringende spitzwinklig anzusetzen oder blind zu endigen. Die Rinde ist somit durchzogen von einem Bündelnetze mit langgestreckten, theils vollständig geschlossenen, theils einseitig offenen Maschen. Bei den in Rede stehenden Stämmen sind die etwa borstendicken Rindenbündelchen meist ganz ohne Sklerenchymscheide, einzelne, zumal vom obern Theil des seitlichen Lückenrandes entspringende werden jedoch öfters von ihrer Ursprungsstelle aus eine etwa 1 Ctm. lange Strecke weit begleitet von einer solchen, nach aussen rinnenförmig offenen Scheide. Vgl. Fig. 142. An einem trockenen, als C. Imrayana bezeichneten starken Stamm (einem andern als zu den beistehenden Abbildungen benutzten) liess sich ein dem eben beschriebenen gleicher Bau noch deutlich erkennen. Es tritt hier aber die Eigenthümlichkeit hinzu, dass von dem obern Theile jedes Seitenrandes einer Blattlücke 2 bis mehrere Bündel entspringen, welche sich nach kurzem Verlaufe in eines vereinigen, und dass diese Bündel von ihrer Ursprungsstelle aus von einer dicken Sklerenchymscheide umgeben sind. Mit dieser zusammen stellen sie jederseits von der Blattlücke einen an seiner Ursprungsstelle mehrere Millimeter dicken Zapfen dar, welcher entweder, gegen die nächstseitlich untern Lücken hin in eine Spitze verschmälert, im Parenchym blind endigt oder mit dem Rande der nächstseitlich untern Lücken und einem hier entspringenden Zapfen verschmilzt. Die Sklerenchymscheide der Zapfen zeigt hie und da Spalten, durch welche unbescheidete Bündelzweige abwärts hervortreten. Zapfen, welche den beschriebenen im wesentlichen gleich sind, blind und spitz in der Rinde endigen und welche mit Sicherheit das Vorhandensein eines ähnlichen Rindenbündelsystems, wie bei C. Imrayana andeuten, hat Mettenius[1]) zuerst in einem trockenen Stamm von Alsophila Haenkei gefunden. Bei anderen Arten ist ein Rindenbündelsystem

1) Angiopteris, p. 523, Taf. V. Eine gute Abbildung eines Farnstammquerschnittes mit Rindenbündelchen gibt C. H. Schultz, in Mém. présent. de l'Acad. des Sciences, T. VII (1841) 22.

nicht bekannt, theilweise wohl wegen der Schwierigkeit, es in den trocken zur Untersuchung kommenden Stämmen zu finden, bei manchen Arten, als welche z. B. Cyathea arborea und Alsophila microphylla mit Bestimmtheit genannt werden können, fehlt es aber vollständig.

§ 86. Die meisten Arten von Dennstaedtia haben, wie oben erwähnt wurde, eine einfache, mit Ausnahme der engen Blattlücken geschlossene Bündelröhre. Innerhalb dieser, der im horizontalen Stamm oberen Seite genähert liegen im Marke bei D. rubiginosa ein, bei D. cornuta mehrere kleine, im Querschnitt rundliche Bündel, bei D. cornuta eine abwechselnd geschlossene und wieder in 2—3 Stränge gespaltene Röhre bildend. An der Basis eines Sprosses entspringen die Markbündel von der Innenfläche der Röhre, an der Blattlücke nähern sie sich dieser und spalten sich in wenige Zweige, von denen die einen mit dem Rande der Lücke anastomosiren, andere mit den von letzteren abgehenden ins Blatt treten, die (resp. der) dritten als Markbündel im Sprosse weiter aufsteigen. [1])

Das bei Mettenius l. c. zu vergleichende, etwas complicirtere Verhalten von Chrysodium vulgare dürfte sich hier zunächst anschliessen.

§ 87. Während in den letzterwähnten Fällen accessorische Markbündel, bei manchen Cyatheaceen accessorische Mark- und Rindenbündel neben einem typischen Bündelrohr vorkommen, findet sich bei Pteris aquilina und Polybotrya Meyeriana ein nach dem Oberstrangtypus gebautes Bündelrohr und dieses wird durch ein reichgegliedertes, rindenständiges Bündelsystem verstärkt.

Pteris aquilina [2]) hat in der Keimpflanze bis zur Ausbildung des 7. bis 9. Blattes, ein von der Vereinigungsstelle des ersten Blattes mit der ersten Wurzel aus das Stämmchen durchziehendes axiles, im Querschnitt tief eingebuchtet halbmondförmiges Bündel, von welchem die Bündel in die Blätter treten. Nach Bildung des 7. bis 9. Blattes »gabelt sich der Stamm«. Beide Gabeläste nehmen an Dicke rasch und bedeutend zu, der Gefässbündelverlauf ändert sich in ihnen. Die seitliche Oeffnung des axilen Bündels wird erweitert, sodann die obere Hälfte von der untern getrennt, es sind jetzt 2 Bündel, ein Oberstrang und ein Unterstrang vorhanden, die sich ab und zu in dünnere, bald wieder vereinigte Gabeläste spalten. Wenn die Länge der Gabeläste etwa 6 Cm., ihre Dicke etwa 4 mm erreicht hat, zweigen sich von den beiden Strängen schwächere ab, um näher der Oberfläche (in der Rinde) zu verlaufen, hier ein peripherisches, lang- und schmalmaschiges Netz bildend, in welchem der obere mittlere Strang durch grössere Breite von den übrigen ausgezeichnet ist. Diese Structur behält das erwachsene Rhizom bei (Fig. 143); die Zahl der peripherischen steigt in ihm auf 12 im Querschnitt. Zwei starke braune Sklerenchymfaserplatten liegen zwischen dem innern und äussern Bündelsystem, nur an beiden Seiten des Stammes durch eine schmale parenchymerfüllte Spalte von einander getrennt, manchmal an einer Seite, manchmal selbst ringsum zur Röhre verschmolzen. Von beiden Bündelnetzen treten Zweige in die Blätter und Aeste. Wurzeln entspringen nur von dem äussern. An jenen Austrittsstellen, sowie in der Blattstielbasis anastomosiren beide Netze durch einzelne Querstränge.

1) Mettenius, Angiopteris p. 540.
2) Hofmeister, l. c. p. 620. — Mettenius, Angiopteris p. 561. — Stenzel, l. c.

In ihrem ganzen übrigen Verlauf sind sie an manchen, schwächeren, Exemplaren ohne Verbindung miteinander; an starken Rhizomen gehen, nach Stenzel, dünne Verbindungsstränge von den Rändern der Innen- zu den seitlichen Aussenbündeln und werden die oberen und unteren Stränge beider Systeme mittelst einzelner kurzer durch Lücken der Sklerenchymstreifen tretender Zweige verbunden.

In der Hauptachse von Polybotrya Meyeriana[1]) findet sich ein inneres, ein enges Mark umgebendes Netz stärkerer — auf dem Querschnitt zu 3—7 in einen Kreis gestellter — Stränge; es hat die Gliederung des oben für die Polypodien mit netzig zertheiltem Unterstrang beschriebenen: lange, schmale, wenig regelmässige Maschen, nur beiderseits von einem deutlich unterscheidbaren Oberstrang Blattmaschen und Abgangsstellen der Seitensprosse in regelmässig alternirender Anordnung. Ausserhalb dieses Netzes ist ein peripherisches, auf dem Querschnitt 15 bis gegen 50 Stränge zeigend, welche selten einen einzigen Kreis bilden, meist vielmehr an der Stammoberseite in 2—3 unregelmässige Reihen, an der Stammunterseite in einen Bogen geordnet sind. Die Stränge des peripherischen Netzes sind dünn und zu langgestreckten Maschen verbunden, in deren Anordnung ebensowenig Regelmässigkeit erkannt werden konnte, wie in derjenigen der schräg aufsteigenden Verbindungsstränge, durch welche das äussere Netz mit dem innern an vielen Stellen zusammenhängt. In jeden Seitenspross treten drei von einer Masche entspringende Zweige des inneren und 9—12 peripherische ein, in die Blattbasis 2 bis mehrere innere und —24 äussere. Sämmtliche Wurzeln entspringen von dem äussern Netze.

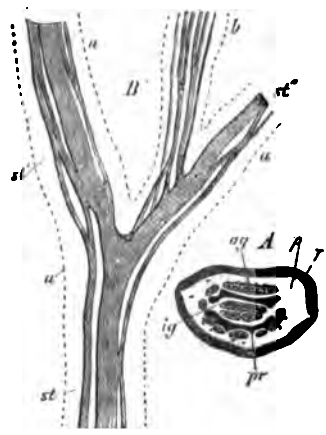


Fig. 143.

c. Bündelverlauf in den Blättern und Laubausbreitungen.

§ 88. Die aus dem Bündelcylinder des Stammes für die Blätter austretenden Stränge laufen im allgemeinen gegen Blatt-Rand und -Spitze.

Von der Austrittsstelle aus dem Cylinder des Stammes an können die Bündel, so wie sie in letzterm verliefen, weiter gehen, also z. B. in ein Coniferenblatt ein Bündel aus dem Cylinder austreten und ungetheilt bis zur Blattspitze verlaufen; oder es können an jedem Orte Verzweigungen der Bündel oder Vereinigungen getrennter eintreten, so dass alsdann die Zahl der in einem

Fig. 143. Pteris aquilina, Stamm (Rhizom), wenig vergr. *A* Querschnitt. *r* braune sklerotische äussere Rindenschicht. *p* farbloses, weiches Parenchym. *ig* Gefässbündel der innern Zone, *ag* der breite obere Strang der äussern, *pr* die beide Zonen trennenden braunen Sklerenchymplatten. *B* der obere Hauptstrang der äusseren Bündelzone des Stammes (*st*) und seiner Gabeläste (*st'*, *st''*), mit den in ein Blatt tretenden Zweigen (*b*) frei präparirt. *u—u* Umriss des Stammes.

1) Mettenius, l. c. 559, Taf. VII.

Querschnitt des Blattes befindlichen eine andere ist als an der Austrittsstelle selbst. Beispiele für dieses Verhalten, soweit es in dem Knoten selbst auftritt, sind schon oben, § 64, angegeben, für den weiteren Verlauf ist die Erscheinung allbekannt und in Folgendem näher zu betrachten.

In den Knoten treten in den meisten Fällen die Bündel ungetheilt oder in neben einander laufende Zweige gespalten durch die Rinde in das Blatt. In bestimmten Einzelfällen jedoch treten im Knoten selbst eigene, in dem Parenchym der Rinde liegende Verzweigungen auf, welche hier zu einem Netz oder einem queren Gürtel sich verbinden; manchmal setzen sich Bündelverzweigungen selbst von dem Knoten aus in die Rinde des zugehörigen Internodiums hinab fort.

Dem Knoten eigene (nicht austretende) Verzweigungen finden sich in vielen Fällen, wo mehrere Bündel austreten, quere oder bogige Verbindungen zwischen diesen bildend. Dies gilt sowohl für manche mehrsträngige Spuren einzelnstehender (alternirender) Blätter, z. B. Lathyrus Aphaca (vgl. p. 254, wo der Medianstrang mit den lateralen eine bogige Querverbindung hat, Viola elatior, Platanus, von welchen unten noch die Rede sein wird; als auch für zwei- und mehrgliedrige Wirtel mit 1- oder mehrsträngigen Blättern. Für einsträngige Blätter wurde ein die Stränge im Knoten verbindender Quergürtel von Hanstein [1]) bei zahlreichen Rubiaceen mit zwei- und mehrgliedrigen Wirteln gefunden (Asperula-, Rubia-, Galium-Arten, Hamelia chrysantha, Houstonia coccinea, Bouvardia mollis), wogegen jedoch andere Rubiaceen (Coprosma ligustrina, Exostemma floribundum nach Hanstein) keinen Quergürtel zeigen. Für mehrsträngige wirtelige Blätter wurden Quergürtel oben p. 267, 268 bei Calycanthus und Melastomaceen beschrieben; Hanstein fand sie bei Sambucus, bei Arten von Valeriana, Centranthus, Valerianella; Scabiosa, Knautia, Succisa, Dipsacus; Dahlia, Bidens cernua und tripartita, Guizotia oleifera; Nägeli bei Humulus. Bei den meisten Pflanzen mit opponirten Blättern, z. B. den Labiaten, Asclepiadeen, Caryophylleen, Caprifoliaceen mit Ausnahme von Sambucus, vielen Compositen und anderen von Hanstein aufgezählten kommen jedoch die Quergürtel nicht vor.

In der Rinde abwärtssteigende Bündelzweige, welche hier zu nennen sind, wurden schon oben für manche Cyatheaceen beschrieben. Auch die markständigen Bündel dieser Farne gehören, als von den Blattbasen abwärts verlaufende Appendices, streng genommen hierher. Von Monocotylen sind keine streng hierher zu zählenden Beispiele bekannt, doch entsprechen die cortical verlaufenden Bündel, welche oben für Bromeliaceen und Palmen beschrieben wurden, auf ihrer corticalen Bahn einigermassen den hier in Rede stehenden. Das Gleiche gilt von den oben für Melastomeen und Calycanthus beschriebenen Rindenbündeln. Unter den Dicotyledonen kommen aber vom Knoten durch die Rinde abwärts laufende Verzweigungen noch anderweit vor einestheils in den laubartigen Kanten sogenannter geflügelter Stengel, z. B. bei Lathyrus-Arten (L. silvestris, latifolius, Nissolia etc.), anderntheils, und am auffallendsten bei manchen (keineswegs allen) succulenten Pflanzen: Salicornia,

1) Ueber gürtelförmige Gefässstrangverbindungen. Abhandl. d. Berliner Academie 1857, p. 77.

Mesembryanthemum-Arten, Cacteen. Der Verlauf und die Verzweigung der Bündel gleicht in diesen Fällen und den Flügelkanten vollständig dem für die Laubausbreitungen zu beschreibenden, die Rinde nimmt hier die anatomischen (und physiologischen) Eigenschaften der Laubausbreitungen vollständig an.

Bei den Salicornia-Arten[1]) stehen die kurzen schuppenförmigen Blätter in decussirten Paaren. In jedes Blatt tritt aus dem Knoten ein Bündel, welches sich gleich an seiner Austrittsstelle in 3 Aeste spaltet: einen medianen, zur Spitze der Blattschuppe verlaufenden, und jederseits einen lateralen, in der Rinde senkrecht abwärts laufenden. Diese Aeste, 6 also für jedes Blattpaar, geben auf ihrem ganzen Verlaufe zahlreiche, vielfach netzförmig anastomosirende Zweige ab. Von den Blattspitzen abwärts wird die Rinde des ganzen, bis 2 Cm. langen Internodiums von einem ringsum geschlossenen (nicht unterbrochenen, wie Duval angibt) Bündelnetze durchzogen, welches dicht über dem nächstuntern Knoten aufhört, ohne sich mit dem von diesem ausgehenden zu verbinden. Bei manchen Mesembryanthemum-Arten, z. B. M. imbricatum, M. crystallinum etc., aber keineswegs allen Species der Gattung steigen von dem Knoten dünne, in netzförmig anastomosirende Aestchen getheilte Bündelzweige in der Rinde abwärts, ebenfalls ohne den nächstuntern Knoten zu erreichen. Bei Cacteen: Epiphyllum truncatum, Cereus-, Mamillaria-Arten, den oben (p. 271) erwähnten Rhipsalideen[2]) u. a. verlaufen von den zur Spitze der Blattrudimente gehenden Hauptbündeln netzförmig verbundene Aestchen durch die Rinde, zwischen benachbarten Hauptbündeln ein continuirliches Anastomosennetz bildend.

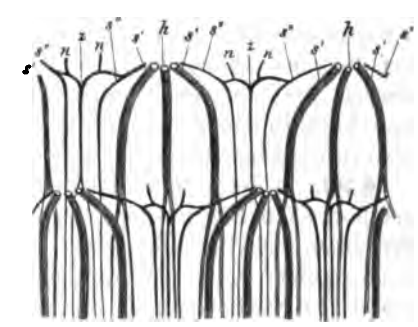


Fig. 144.

Die Bündel, welche in Stipulae und andere, vielfach mit drüsiger Oberfläche versehene Anhänge der Blattbasis eintreten, entspringen meist als Zweige von den ins Hauptblatt tretenden (z. B. Prunus, Passiflora, Tropaeolum, Medicago, Liriodendron[3]), Coprosma ligustrina, Exostemma floribundum[4]), Quercus[5]); oder von den Knotenanastomosen; von den Querbögen z. B. bei den mit solchen versehenen Rubiaceen, besonders auffallend an den grossen laubigen Stipulae der Stellaten, bei Sambucus Ebulus (Fig. 144) u. s. w.

Fig. 144. Sambucus Ebulus, nach Hanstein. Schema des Bündelverlaufs in 2 successiven Internodien, in der eben gelegten Cylinderfläche. Blätter paarig-decussirt. Jedes Blatt erhält einen medianen Strang *h* und jederseits 2 laterale *s'*, *s''*. Von diesen steigt der innere stärkere *s'* ungetheilt in das Internodium hinab; der äussere, *s''* theilt sich im Knoten in 2 Schenkel, einen innern eigenläufig absteigenden, und einen äussern sofort mit dem gleichnamigen des gegenüberstehenden Blattes vereintläufigen (*z*). Durch diese Vereinigung im Knoten wird der Quergürtel gebildet, von dem die Bündel *n* in die Nebenblätter abgehen. Der weitere Verlauf der für ein Blattpaar 12strängigen Spur ist aus der Figur ersichtlich. Aus Sachs, Lehrb.

---

1) Duval-Jouve, l. c. (s. oben p. 286.)
2) Vöchting, l. c.
3) Nägeli, Beitr. l. c.
4) Hanstein, l. c.
5) A. B. Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 378.

In seltneren Fällen treten besondere laterale Stränge der im Stamm verlaufenden mehrsträngigen Blattspur in die Stipulae[1]. Bei Viola elatior in jede Stipula ein lateraler der 3strängigen Spur, dazu Zweige von bogigen Queranastomosen, welche zwischen den Bündeln einer Spur im Knoten auftreten. Bei Platanus occidentalis hat das stengelumfassende Nebenblatt am Grunde 7—9 Stränge; von diesen entspringen die 2 stärkeren, seitlichen von den äussersten Lateralsträngen der (7—9strängigen) Blattspur, die übrigen vereinigen sich zu 2, zuweilen zu 4 oder 3 Strängen, welche selbständig in den Bündelring des Stammes treten. Von den drei in den Stamm tretenden Strängen jeder Blattspur des Humulus Lupulus[1] geht der mediane in den Blattstiel, jeder seitliche als Mittelnerv in eine Stipula. Jeder seitliche ist im Knoten durch einen Querstrang einerseits mit seinem Medianstrang, andrerseits mit dem lateralen des andern (opponirten) Blattes verbunden; von dem so gebildeten Quergürtel gehen in regelmässiger Folge die seitlichen Nerven der Nebenblätter ab und zwar in der Weise, dass der Gürtel selber als Sympodium von ausbiegenden Strängen angelegt wird.

§ 89. Durch den Blattstiel laufen die Bündel im allgemeinen gerade gegen die Lamina; wo sie in Mehrzahl vorhanden sind, auch hier oft verzweigt und durch Anastomosen verbunden. Mehrzählige sind auf dem Querschnitt entweder in einen nach oben offenen Bogen oder in einen Ring geordnet oder über die ganze Querschnittsfläche vertheilt. Grössere Blätter, z. B. von Leguminosen, Umbelliferen, Palmen, Aroideen, Cycadeen, Farnen u. s. f. liefern für diese Verhältnisse mannichfache, bei den Farnen vielfach für die Systematik verwerthete Einzelfälle.[2]

§ 90. In der Lamina der Blätter, welche Gestalt sie auch haben mag, den peripherischen Blattgliedern jeglichen Stamms, den blattähnlichen Zweigen (Phyllodien, Phyllocladien etc.), welche Theile sämmtlich mit dem Namen der Laubausbreitungen zusammengefasst werden sollen, vertheilen sich die Bündel der Fläche entlang, um theils frei zu endigen, theils netzförmig miteinander zu anastomosiren.

Die Bündel liegen, zumal in den flachen Ausbreitungen, in der Regel in den Vorsprüngen oder Furchen der Oberfläche, welche als Nerven, Rippen Adern bekannt sind. Der Verlauf dieser, die Nervation, Berippung, und der der Gefässbündel decken sich oft vollständig, beide Erscheinungen werden daher meist mit dem gleichen Namen bezeichnet. Gegen diesen bequemen Brauch ist nichts weiter einzuwenden; nur ist darauf aufmerksam zu machen, dass es sich um zwei verschiedene Erscheinungen handelt, eine zu der äussern Gestaltung der Theile gehörige, auf das Relief der Oberfläche bezügliche und eine andere, auf den inneren Bau bezügliche, und dass beide Erscheinungen aller-

---

1) Nägeli, l. c. p. 75, 92, 114.

2) Vgl. z. B. Grew, Anatomy Tab. 49. — Presl, Gefässbündelvertheilung im Stipes der Farne. Abhandl. d. k. Böhm. Ges. d. Wissensch. 5. Folge, Bd. V. — Reichardt, in Denkschr. d. Wiener Academie Bd. XVII. — Duval-Jouve, Et. sur le pétiole des fougères, Hagenau 1856. — Trécul, Ann. sc. nat. 5. Sér. X u. XII, u. die descriptive Farnliteratur. — Reichardt Ueber d. centr. Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. 1856. — A. B. Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 880.

dings immer in naher Correlation stehen, einander aber nicht immer und nicht in allen Beziehungen decken.

Die auf das Oberflächenrelief bezüglichen Erscheinungen der gröberen Berippung können hier als bekannt vorausgesetzt werden, unter Verweisung auf die einschlägige zumal pteridographische und paläontographische Literatur[1]. Die Darstellung der Gefässbündelanordnung hat zu betrachten 1) die Ausbreitung der Bündel, ihren Verlauf in der Richtung der Oberflächen der Laubausbreitungen: § 91, 2) ihre — im senkrechten Durchschnitt hervortretende — Stellung innerhalb der ungleichnamigen Gewebe: § 92.

§ 91. Bezüglich der Bündelausbreitung ist vorauszuschicken, dass für die Mittelstücke (Rachis, Petiolus communis) zusammengesetzter und tief getheilter und für die Hauptrippen vieler, zumal grosser Blätter das oben für den Bündelverlauf im Blattstiele Gesagte gilt. Aus mehrsträngigem Blattstiele setzen sich die Stränge in den Hauptnerv fort, hier in eine nach oben offene Rinne, oder in einen oder mehrere Kreise geordnet, durch Anastomosen miteinander verbunden; in ihrem Verlaufe gegen die Peripherie theils austretend, theils Zweige abgebend in die Verzweigungen der Nerven, und in dem Maasse, als dies geschieht, abnehmend an Zahl und Stärke. Auch die stärkeren Seitennerven einer Lamina können mehrere Gefässbündel enthalten, z. B. Quercus pedunculata. A. B. Frank (l. c.) hat für diese Pflanze eine genaue Beschreibung des Blattbündelverlaufs, für andere Andeutungen darüber gegeben.

Die von den eben genannten Theilen als Aeste oder vom Knoten aus direct in die Laubausbreitung tretenden Bündel bleiben entweder unverzweigt oder geben Aeste, oft bis in hohe Ordnungen hinauf ab, deren Stärke mit jeder höhern Ordnung in der Regel abnimmt, jedoch in nach den Einzelfällen sehr verschiedenem Grade.

Die Bündel und Aeste jeglicher Ordnung enden entweder frei in der Laubausbreitung oder vereinigen sich, anastomosiren mit anderen.

Freie Enden liegen theils in der P e r i p h e r i e der Laubausbreitung, bei flachen Blättern vorzugsweise in Rand und Spitze, zuweilen auch in den Flächen; theils im Innern: i n n e r e E n d e n. Die in Rand und Spitze endigenden Bündel kann man, der Terminologie für die gröbere Nervation folgend, als spitzenläufige (acrodrome) und randläufige (craspedodrome) bezeichnen. Die Orte der Endigung stärkerer, randläufiger Bündel sind vielfach die Enden von Zähnen und Lacinien. Anastomosen können auftreten zwischen Zweigen jeglicher Ordnung, zwischen gleichwerthigen und ungleichwerthigen, und an jedem Orte der Laubausbreitung. Sie geben dem Bündelsysteme die Gestalt eines nach den Einzelfällen mannichfach wechselnden Netzes (A d e r n e t z). Eine, zumal bei flachen Blättern häufige, hierher gehörige Specialform ist die, dass anastomosirende Bündel innerhalb des Randes dem Umrisse dieses ähnlich verlaufende

1 Als Haupt-Arbeiten und Quellen seien hier folgende citirt: L. v. Buch, Ueber die Blattnerven und die Gesetze ihrer Vertheilung. Monatsber. d. Berliner Academie, 1852, p. 42. — C. v. Ettingshausen, Die Blattskelette der Dicotyledonen, Wien 1861, fol. und folgende Aufsätze desselben Autors aus den Sitzungsberichten (S) und Denkschriften (D) der Wiener Academie: Apetalen (D. XV). Papilionaceen (S. XII). Bombaceen (D. XIV). Celastrineen (D. XIII). Euphorbiaceen (S. XII). Loranthaceen (D. XXXII). Gramineen (S. LII, 1). — Für die Filices vergl. Mettenius, Filices Horti bot. Lipsiensis.

Bögen beschreiben: bogenläufige (camptodrome) Bündel nach der Nervationsterminologie.

Die überaus mannichfaltigen Einzelfälle, welche durch verschiedene Combinationen der angegebenen Erscheinungen zu Stande kommen, gruppiren sich zunächst in zwei Haupttypen, nämlich Ausbreitungen mit nur getrenntläufigen, frei endenden Bündeln ohne Anastomosen, und solche mit anastomosirenden Bündeln.

1) Nur getrenntläufige, freiendende Bündel haben viele rudimentär bleibende und submerse Blätter angiospermer Pflanzen der verschiedensten Ordnungen, die Laubausbreitungen sämmtlicher Gymnospermen mit Ausnahme von Gnetum und Stangeria und viele Farnblätter. Ein unverzweigtes Bündel oder die Verzweigungen ästiger durchziehen die Laubausbreitung, um innerlich oder meist marginal frei zu endigen.

Rudimentäre Niederblätter angiospermer Pflanzen haben vielfach die Gefässbündel, wenn solche überhaupt vorhanden sind, in dieser einfachsten Anordnung. dasselbe gilt von den Cotyledonen monocotyler Pflanzen mit einem medianen Bündel oder 2 neben der Mittellinie laufenden oder mehr als zwei. Die Cotyledonen dicotyledoner Pflanzen sind hinsichtlich der in Rede stehenden Verhältnisse wenig untersucht, viele haben jedenfalls ein Bündelnetz, auch wenn sie »einnervig« sind. Ueberhaupt sind diese einfachsten Blattformen in Beziehung auf die hier in Rede stehenden Structurverhältnisse wenig beachtet. Von der grösseren Laubausbreitungen gehören hierher manche submerse Blätter von Dicotylen (Batrachium, Myriophyllum [1])) mit einem Bündel in jedem Blattzipfel: Pseudocallitriche mit einem medianen Bündel [2]); Elatine Alsinastrum mit einem medianen Bündel, welches meist einige randläufige Zweige abgibt in den schmalen untergetauchten Blättern, u. a. m.); desgleichen von Monocotylen z. B. die rudimentären, einfachen Medianbündel der Hydrilleen. Im Laube von Landpflanzen findet sich ein einfaches spitzenläufiges Bündelchen in jedem der schuppenförmigen Blattrudimente der Casuarinen und von Arceuthobium ebenso wie der habituell ähnlichen von Equisetum und Ephedra.

Von Gymnospermen gehören hierher die Laubausbreitungen aller Coniferen [3]): die Blätter der Cupressineen, von Taxus, Phyllocladus etc. mit einem medianen Bündel; die der Abietineen mit meist 2 sehr genäherten, median und parallel laufenden, selten (Abies Pindrow) einem einfachen Bündel; die Doppelblätter von Sciadopitys mit 2 neben der Mittellinie parallel laufenden. Mehr als 2 unverzweigt von der Blattbasis gegen die Spitze laufende, theils in, theils unterhalb dieser (innen) endende Bündel haben die Blätter der breitblättrigen Araucarien, der Dammara- und Nageia-Arten. Bei Ginkgo theilen sich die 2 aus dem Petiolus eingetretenen Bündel in der Lamina wiederholt in randläufige Gabelzweige. Ueber Phyllocladus vergl. Strasburger l. c.

Die Pinnae von Cycas enthalten ein medianes, die der meisten Cycadeen zahlreiche, unverzweigte, parallel oder leicht bogig von der Basis zur Spitze laufende Bündel. Bei Stangeria werden sie von einem Mediannerven durch-

1) Askenasy, Bot. Ztg. 1870, p. 196. — Vöchting, Myriophyllum, l. c.

2) Hegelmaier, Monogr. d. Gattg. Callitriche, p. 31.

3) Geyler, l. c. (s. oben p. 255). — Thomas, in Pringsheim's Jahrb. IV, p. 48. — Strasburger, l. c.

zogen, in welchem 6—8 Bündel neben einander laufen, die seitlich fiederig geordnete und dicht innerhalb des Randes theilweise bogenläufig-anastomosirende Aeste abgeben.[1])

Die Blätter von Gnetum haben, soweit bekannt, typischen netzaderigen Bündelverlauf; im Blatt von Welwitschia findet sich eine eigenthümliche, unten zu beschreibende Anordnung.

Von Farngewächsen sind hier zu nennen, ausser den schon erwähnten Equiseten, die pfriemenförmigen Blätter von Pilularia, Isoëtes, Lycopodium, Selaginella; sodann die mit dichotom-fächerförmig verzweigten Bündeln versehenen, die Cyclopteris-Nervatur repräsentirenden Blätter und Blattabschnitte (z. B. Adiantum, Marsilia) und die mit ein- oder mehrfach fiederig verzweigten, sämmtlich unverbunden rand- und spitzenläufigen Bündeln, welche die Caenopteris-, Ctenopteris-, Pecopteris-, Taeniopteris-, Sphenopteris-, Eupteris- und Neuropteris-[2]) Nervaturen darstellen.

2) Die Laubausbreitungen mit anastomosirenden Bündeln sind nach der Anordnung dieser in zwei Untertypen zu sondern, welche der streifige und der netzaderige genannt seien.

a) Bei dem streifigen laufen zahlreiche Bündel getrennt und nebeneinander längs der Blattfläche, die medianen geradlinig zur Spitze, die übrigen von diesem geraden Verlauf um so mehr abweichend, je näher sie dem Rande und je weniger die diesen beiderseits begrenzenden Linien parallel sind. Die meisten dieser Bündel sind dicht innerhalb des Randes bogenläufig derart miteinander verbunden, dass jedes sein acroskop gekrümmtes Ende an die basiskope Seite des nächstmedianen anlegt. Freie Enden sind selten. In ihrem ganzen Verlaufe sind die Bündel durch dünne, quere Aestchen leiterartig verbunden. Mit Rücksicht hierauf kann man den Querästchen die anderen kurzweg als Längsbündel gegenüberstellen. Diese Anordnung findet sich, soweit bekannt, fast ausschliesslich bei Monocotyledonen und zwar in den Blättern der meisten dieser Familien, auch in den Phyllodien von Ruscus, Myrsiphyllum, in diesen mit Uebergängen zur netzaderigen Form. Wenige monocotyle Familien, wie die typischen Aroideen, Dioscoreen, Taccaceen, manche Smilaceen machen eine Ausnahme. Von Nicht-Monocotyledonen gehören hierher oder schliessen sich wenigstens hier an die Blätter von Welwitschia und manchen schmalblättrigen Eryngium-Arten, wie E. pandanifolium, E. junceum etc.

Nach dem Verlaufe der Längsbündel sind hier wiederum zwei Unterformen zu sondern, welche allerdings durch intermediäre (z. B. bei Dracaeneen) miteinander verbunden werden. Bei der einen, welche die längsstreifige genannt werden mag, laufen alle Bündel in der angegebenen Weise getrennt von der Basis gegen die Spitze des Blattes, resp. der Lamina. Bei der anderen, fiederstreifigen treten zahlreiche Bündel in die Mittelrippe eines flachen Blattes ein, um in dieser gegen die Spitze zu laufen. Eins nach dem andern tritt dann aus der Mittelrippe in eine Blatthälfte aus und gibt zahlreiche Zweige in diese ab, nur eins bis wenige erreichen die Blattspitze selbst. Alle in die Blatthälfte ausgetretenen Bündel und Zweige sind fiederig geordnet und haben

1) Kraus, in Pringsheim's Jahrb. IV, l. c.
2) Vgl. Mettenius, Filices horti Lipsiens. p. 2 ff.

acroskop-bogenläufige Richtung. Die fiederstreifige Anordnung ist charakteristisch für die Scitamineen-Gruppe, für breitblättrige Dracaeneen, Curculigo, manche Haemanthus-Arten (z. B. H. coccineus), Eucharis amazonica u. a. m. Die längsstreifige für die Mehrzahl der gewöhnlichen, lineal-verschmälerten Monocotylenblätter, auch für die fächerförmigen und die Foliola der fiederigen Palmenblätter.

Die in den hierher gehörenden Monocotylenblättern verlaufenden Längsbündel sind vielfach annähernd gleichwerthig, in so fern sie als ebensoviele Spurstränge aus dem Stamm oder als annähernd aequivalente Aeste eines Spurbündels (z. B. Potamogeton-Arten) aus dem Knoten in das Blatt eintreten. Anderntheils kommen gar nicht selten dem Ursprunge nach ungleichwerthige vor, die einen als Aeste von den andern entspringend, alle aber wesentlich den gleichen Verlauf nehmend. Für die fiederstreifigen Formen ist dies schon oben besprochen worden, das Gleiche findet sich auch bei längsstreifigen.

Die Längsbündel eines Blattes sind nicht selten von annähernd gleicher Stärke; in andern Fällen erheblich ungleich stark. In den Palmenblättern unterscheidet Mohl dreierlei verschieden starke. Häufig ist ein die übrigen an Stärke übertreffendes Medianbündel in längsstreifigen Blättern vorhanden; in manchen Orchideenblättern mit 5 und mehr vorspringenden Rippen (z. B. Stanhopea, Acropera, Maxillaria squalens) liegt in jeder Rippe ein von den übrigen, nicht vorspringenden durch Stärke ausgezeichnetes Bündel. In den fiederstreifigen Blättern von Heliconia farinosa sind die aus der Mittelrippe austretenden Bündelenden erheblich stärker als ihre ihnen gleichlaufenden Zweige, eine Differenz, welche bei ähnlichen Blättern verwandter Pflanzen, z. B. Phrynium setosum, nicht zu bemerken ist. Aus dem Orchideen-Beispiel darf nicht geschlossen werden, dass bei den streifigen Blättern überhaupt die Stärke vorspringender Nerven derjenigen der darin laufenden Bündel entsprechen müsse. In der kielartig vorspringenden Mittelrippe von Carex-Arten, Pandanus pygmaeus verläuft ein die übrigen an Stärke wenig übertreffendes Bündel; in der dicken Mittelrippe von Zea Mais und anderen grossen Grasblättern mehrere, in derselben Stellung, wie in den flachen Blatthälften und den in diesen verlaufenden gleich, mit Ausnahme des etwas stärkeren medianen.

Die queren Aestchen, welche die Längsbündel Leitersprossen ähnlich verbinden, sind jenen an Stärke manchmal nahzu gleich — z. B. Rhapis flabelliformis, Vanda furva — meist viel schwächer, selbst auf eine einzelne Gefässröhre oder Tracheidenreihe reducirt, wie die geradezu schwierig auffindbaren in den Fiedern von Chamaedorea-Arten, den Blättern von Curculigo, Zea u. a. Ihre Zahl auf einer gegebenen Fläche wechselt nach den einzelnen Arten: durchschnittlich mag der Abstand je zweier etwa 1mm betragen, oft ist er grösser, selten sind sie viel dichter gestellt — bei Phrynium setosum durchschnittlich 10—12 auf die Strecke von 1mm. Sie verlaufen entweder ziemlich genau rechtwinklig zu den Längsbündeln, so dass das ganze Bündelsystem aus rechteckigen Maschen besteht; oder sie haben mehr oder minder schräge Richtung. Sie gehen ferner entweder von einem Bündel zu dem nächstseitlichen, oder aber, in sehr vielen Fällen an den nächstseitlichen vorbei, diese nur aussen berührend, zu dem zweit- bis drittseitlichen. Zumal bei Blättern mit abwechselnd stärkern und schwächern Bündeln sieht man sie oft die gleichstarken verbinden und die zwischenliegenden ungleichen vorbei laufen. Den gleichen Verlauf wie in den Blättern zeigen die in den Halmen mancher Monocotylen oben (p. 275) angegebenen Querbündelchen.

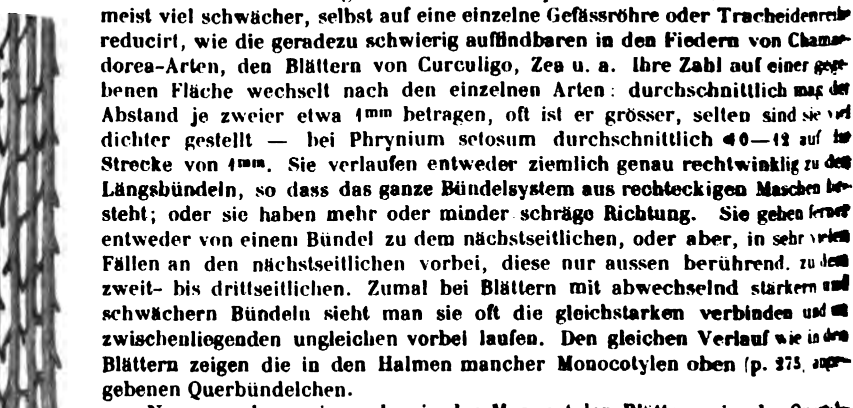


Fig. 145.

Nur ausnahmsweise enden in den Monocotylen-Blättern einzelne Querästchen blind in dem ungleichnamigen Gewebe. Häufiger ist der Fall, dass von einem solchen ein Längsbündel als Ast entspringt.

Das colossale Blatt von Welwitschia wird der Länge nach durchzogen von sehr zahlreichen parallelen starken Bündeln und diese sind durch Querästchen leiterförmig

Fig. 145. Welwitschia mirabilis, Stück des Gefässbündelnetzes im Blatt, freipräparirt, etwa 4 mal vergr. *b* der der Blattbasis zugekehrte Rand des Stückes.

verbunden. Die Querästchen gehen entweder rechtwinklig von den Längsbündeln ab oder schräg, und theils direct und einfach von einem Längsbündel zum andern, theils in den schmalen Interstitien zwischen letzteren mit einem andern convergirend und anastomosirend. Einzelne Querästchen endigen, ohne das nächste Längsbündel zu erreichen, frei in dem Parenchym; und von den Querverbindungen aus geht vielfach je ein kurzes, ebenfalls im Parenchym blind endendes Aestchen ab, immer gegen die Basis des Blattes gerichtet (Fig. 145). Hiernach ist der Bündelverlauf in den meisten Punkten dem der längsstreifigen Monocotylen gleich, die zahlreichen freien inneren Enden dagegen entsprechen dem bei den netzaderigen Dicotylen gewöhnlichen Verhalten. — In den Blättern eben genannter Eryngien finden sich nur Querästchen zwischen den parallelen Longitudinalbündeln; bei ähnlichen anderen schmalblättrigen Arten, wie E. aquaticum, übrigens auch freie Enden und Netzanastomosen. —

b) Bei dem netzaderigen Typus (Fig. 146) sind die ins Blatt getretenen Bündel durch verschieden hohe Ordnungen verweigt und die Zweige über die ganze Fläche ausgebreitet, nach verschiedenen Seiten gerichtet und theils zu polygonalen oder bogigen Netzmaschen verbunden, theils frei innen oder peripherisch endigend. Maschen höherer Ordnung sind in die der niederen Ordnungen eingeschlossen. Die randsichtigen Seiten sämmtlicher randständiger Maschen bilden in flachen Blättern mit einander einen dem Rande folgenden sympodialen Strang, welcher dem Rande selbst mehr oder minder genähert, nicht selten im äussersten Rande selbst gelegen ist (z. B. Quercus pedunculata, Banksia, Lauraceen, Cocculus laurifolius und viele andere Folia coriacea). Die innen frei endenden Bündel entspringen als Zweige von den Seiten der Maschen, und hören in dem von diesen umschlossenen Felde, oft nach abermaliger kurzer Verzweigung, auf.

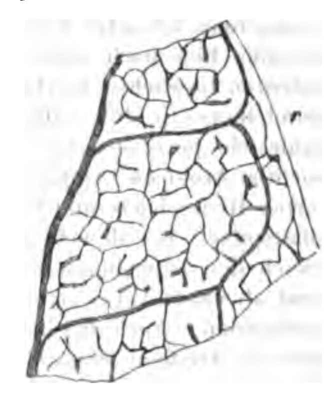


Fig. 146.

Diesem Typus gehören, soviel bekannt, sämmtliche Laubverbreitungen der Dicotyledonen an mit den im Vorstehenden angeführten wenigen Ausnahmen. Manche Landpflanzen angehörige Blätter, wie die mancher Trifolium-Arten, welche nach dem Aussehen der groben Nervatur dem getrenntläufigen Typus anzugehören scheinen, machen keine Ausnahme; ebensowenig die kleinen, linealen »einnervigen« Laubblättchen dicotyler Landpflanzen, wie Erica-, Passerina-Arten, Fabiana imbricata. Von Monocotylen gehören hierher die Dioscoreen, manche Smilaceen, speciell Smilax, Taccaceen, Lapageria, Philesia, u. a.; von Gymnospermen Gnetum; endlich die netzaderigen Farnblätter, welche die Nervationstypen Goniophlebium, Phlebodium, Doodya, Marginaria etc. der Pteridographie repräsentiren. Die typischen Aroideen, breitblättrigen Potamogetonen, Hydrocharis schliessen sich hier an, stellen jedoch Intermediärformen dar zwischen dem in Rede stehenden und dem streifigen Typus.

Bekanntlich treten die Bündel dieses Typus in die Ausbreitung ein, einzeln oder zu mehreren in einer gegen die Spitze verlaufenden Medianrippe und geben von dieser aus Zweige erster Ordnung in fiederiger Stellung in beide Blatt-

Fig. 146. Psoralea bituminosa (40). Letzte Bündelverzweigungen in einem Stücke eines Blättchens. Bei *r* der Rand dieses letztern.

hälften ab (Folia penninervia); oder mehrere getrennte Hauptstränge gehen von der Blattinsertion divergirend aus, ihrerseits dann zunächst ebenfalls fiederig verzweigt (Folia palmatinervia, peltinervia, triplinervia etc.) Die Zweige höherer Ordnungen sind theils ebenfalls fiederig gestellt, theils ächte oder falsche Gabeläste. Die Zahl der Verzweigungsordnungen dürfte bei den Phanerogamen meist 5—8 betragen; bei sehr kleinen Blättern, wie Erica, Fabiana allerdings weniger, kaum 2. Bei den Farnen ist die Verzweigung in jeder Beziehung einfacher als bei den hierher gehörigen Phanerogamen.

Es wurde schon oben erwähnt, dass Zweige jeder Ordnung frei, peripherisch oder innen, endigen oder anastomosiren können. Hinsichtlich des Vorkommens dieser Endigungsformen findet sich

1. selten Netzverbindung zwischen allen Zweigen, freie Enden höchstens in der Blattspitze. Bei manchen succulenten Pflanzen — Sempervivum-Mesembryanthemum-Arten — fehlen alle freien Endigungen, oder konnten wenigstens bis jetzt nicht nachgewiesen werden; doch ist genauere Untersuchung hier noch wünschenswerth. Uebrigens gehören keinenfalls alle succulenten Gewächse hierher; Salicornia z. B. hat in ihrem rindenständigen Bündelnetze (p. 309) zahlreiche innere Enden, die strauchigen Crassula-Arten zahlreiche peripherische. Von Monocotyledonen schliessen sich hier die untersuchten Aroideen (Anthurium-, Pothos-, Monstera-Arten, Calla, Richardia an, ferner Hydrocharis und Potamogeton. Alle diese haben ein freies Ende in der Blattspitze. Bei den beiden letztgenannten Genera laufen die Hauptbündel gleich den Längsbündeln des streifigen Typus, die sie verbindenden Queräste sind abermals verzweigt und die Zweige zu einem Netz mit eckigen Maschen verbunden. Auch bei den Aroideen erinnert der Verlauf der Hauptbündel an den der streifigen Monocotylenblätter. Zwischen ihnen bilden Zweige mehrerer Ordnungen ein reiches eckiges Netz. Freie innere Enden sind nicht oder nur selten und einzeln vorhanden.

2. Freie innere Enden innerhalb der Maschen, keine freien peripherischen. Dicht innerhalb des Randes des flachen Blattes läuft der sympodiale alle Randmaschen aussen abschliessende Marginalstrang und gibt keine Zweige randwärts ab. Die Blätter von Ficus-, Banksia-Arten, Cocculus laurifolius, Buxus, Quercus pedunculata [1]), Psoralea (Fig. 146) können als Beispiele für dieses Vorkommen genannt werden; wahrscheinlich schliessen sich ihnen sehr zahlreiche, ganzrandige, zumal derbe langlebige Blätter an. Ich möchte jedoch keine weiteren Beispiele citiren, weil die vorhandenen Arbeiten über die gröbere Nervatur eine sichere Entscheidung darüber nicht zulassen, wo etwa noch kurze und dünne, frei endigende Zweige von dem sympodialen Marginalstrang randwärts abgehen.

3. Sowohl innere als peripherische Enden kommen wohl allen (? hierher gehörigen Farnen zu, manchen, (z. B. Ophioglossum vulgatum, pedunculosum Platycerium) die peripherischen Enden nur spärlich; sodann zahlreichen Dicotyledonen, Smilax- und Dioscorea-Arten. In den flachen Blättern der Dicotylen endigen theils in stärkern (randläufigen) Nerven verlaufende Bündel, theils kleine, kurze Aestchen in dem Rande, zumal den Zähnen desselben. Als

1) Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 380.

eine besonders häufige Erscheinung findet sich dabei, dass sich nahe dem Rande, mit einem gegen diesen laufenden stärkeren Bündel, 2 oder mehr von beiden Seiten kommende Aeste vereinigen und dann mit jenem in den Rand auslaufen, dass also mit anderen Worten die freien Enden von dem sympodialen Randstrang abgehen. So z. B. bei den Blättern von Primula sinensis, Papaver, Brassica, Fuchsia, Calendula, Cucurbita, Mercurialis, Camellia japonica. Weitere, hinsichtlich des zuletzt erwähnten Verhältnisses nicht genauer untersuchte, in die vorliegende Kategorie gehörende Beispiele sind die Blätter von Cupuliferen [1], Betulaceen, Myrica, Planera, Ulmus, Trifolium-Arten, Tropaeolum etc. Kleine Aestchen gehen von dem sympodialen Marginalstrange gegen den Rand zu ab bei den untersuchten Arten von Smilax und Dioscorea.

§ 92. Was die im senkrechten Durchschnitte der Laubausbreitung hervortretende Stellung der Bündel betrifft, so verlaufen sie, mit selbstverständlicher Ausnahme der peripherischen Enden, innerhalb der übrigen Gewebe, nicht oberflächlich, die in den Rippen verlaufenden innerhalb des collenchymatischen und sklerenchymatischen oder Wassergewebes (p. 123), welches die Masse des Rippenvorsprungs bildet oder, selten, in dem Chlorophyllparenchym, das sich mehr oder minder reichlich in die Rippe hinein erstreckt. Für die nicht in vorspringenden Rippen liegenden, also für die kleineren Aeste der meisten verzweigten, für sämmtliche Bündel vieler fleischiger Monocotyledonenblätter gilt als Regel, dass sie dicht inner- oder unterhalb der Innengrenze der zur Blattfläche senkrechten chlorophyllreichen Pallisadenzellen oder Zellenreihen, nicht in diesem Gewebe liegen. Also bei den bifacialen Blättern (vgl. Cap. IX) in dem Schwammparenchym, da wo dieses an die Pallisadenschicht grenzt; bei den centrisch gebauten im Umkreis der (chlorophyllfreien) Mittelschicht; bei den intermediären Formen, wie Dianthus Caryophyllus, Crassulaceen da, wo die von der ganzen Blattfläche senkrecht nach innen laufenden Zellreihen, in der Blattmitte zusammenstossen. In dem ersten und letzten Falle ist das Bündelsystem sonach, das Blatt eben gedacht, in einer ebenen Fläche ausgebreitet, in dem zweiten in der Oberfläche eines wenn auch stark abgeplatteten Hohlkörpers.

Ausnahmen von dieser Regel sind mir für bifaciale Blätter nicht bekannt. Bei centrisch gebauten Ausbreitungen mit relativ dünner, nur aus wenigen Zelllagen bestehender Mittelschicht liegen in dieser manchmal alle Bündel (z. B. Blätter von Statice monopetala, Phyllodien von Acacia marginata) oder die stärkeren Bündel (Hakea ceratophylla, Acacia longifolia, Huegelii) im Innern der Mittelschicht und nur die dünneren Aeste an der Aussengrenze dieser. Im Blatte von Agave americana laufen durch die dicke Mittelschicht mehrere, mit Ausnahme der mittlern gegen den Rand hin aufhörende, der Blattfläche parallele und durch Anastomosen verbundene Reihen von Bündeln, und eine äussere rings um das ganze Blatt an der Grenze zwischen Chlorophyll- und Mittelschicht. In den durch grosse Lufthöhlen getrennten Längslamellen der dicken Blattmittelschicht von Typha und Sparganium liegen je 1—3 Längsbündel; zahlreiche kleinere Reihen an der Aussengrenze, angelehnt an einen derben hypodermen Sklerenchymstrang. — In den dicken Blättern der Mesembryanthema (M. linguaeforme

---

1) v. Ettingshausen, Blattst. d. Dicotylen Taf. I, II u. a.

und Verw., M. barbatum, imbricatum, stramineum u. a. m.) laufen die Hauptbündeläste der Länge nach mitten durch die Mittelschicht und senden von hier nach allen Seiten schräg spitzenwärts gerichtete Aeste, die sich mit ihren netzförmig verbundenen letzten Verzweigungen in der Aussengrenze jener ausbreiten. Auch bei den dicken Blättern von Crassulaceen, selbst Sempervivem kommen Divergenzen der Bündelzweige und Maschen gegen die Flächen hin vor; am auffallendsten bei den in den Flächen endenden Bündelzweigen der unten (§ 141) noch zu besprechenden dickblättrigen Crassula-Arten.

Ueber die bei Platycerium den fruchttragenden Blättern eigene, ihrer Form nach sich hier anschliessende Bündelanordnung, sowie über die in dieser Arbeit nicht näher zu behandelnden Besonderheiten der Gefässbündel in den sporangientragenden Farnblättern überhaupt ist die pteridographische Literatur zu vergleichen, speciell Mettenius, Filices horti Lipsiensis.

Es ist allbekannt, dass innerhalb sämmtlicher Typen die grösste Mannichfaltigkeit herrscht bezüglich der Richtung der Bündel und der ihnen entsprechenden Rippen der verschiedenen Ordnungen, ihrer Divergenz, ihrer Zahl und relativen Stärke. Auf die Einzelheiten dieser Nervaturverhältnisse einzugehen, ist Sache der speciellen Pflanzenbeschreibung.

Die Beispiele von amphibischen Pflanzen, der blattartigen Phyllodienzweige, der Gewächse mit rudimentären Blättern und rindenständigem Bündelnetz zeigen, dass der Bündelverlauf zunächst abhängig sein kann von verschiedenen Anpassungen. Theils ändert er sich nach den verschiedenen Anpassungen morphologisch gleichwerthiger Glieder: die untergetauchten Blätter der Wasserranunkeln, der Elatine Alsinastrum gehören dem ersten, getrenntläufigen Typus an, die Luftblätter derselben Arten dem netzaderigen; theils tritt bei morphologisch ungleichwerthigen Gliedern der gleiche Bündelverlauf bei gleicher Anpassung ein: Phyllodien von Myrsiphyllum, Ruscus, Laubblätter verwandter Pflanzen.

Andererseits sind die verschiedenen Haupt- und Unterformen des Bündelverlaufs in den meisten Fällen nicht direct auf Anpassungsursachen zurückführbar. Innerhalb eines engeren oder weiteren Verwandtschaftskreises findet sich der gleiche Nervationstypus bei gleicher oder verschiedener Anpassung und umgekehrt. Auch von der Blattgestalt ist die Nervation in weitgehendem Maasse unabhängig. Belege hierfür anzuführen, ist nach dem oben Gesagten überflüssig.

Unter den grossen Abtheilungen des Pflanzenreiches zeigen die Dicotyledonen die grösste Uebereinstimmung des Grundplanes der Nervation, indem ihre Luft-Laubblätter mit der einzigen Ausnahme der schmalblätterigen Eryngien, alle dem netzaderigen Typus angehören; und im Einzelnen die grösste Mannichfaltigkeit, da in diesem Typus die Variationen und Combinationen verschiedener Detailerscheinungen möglich und thatsächlich vorhanden sind.

Unter den Monocotyledonen gehört die weitaus überwiegende Mehrzahl der Formen dem überall in den Haupterscheinungen ausserordentlich gleichförmig auftretenden Streifentypus an, nur die wenigen oben namhaft gemachten Familien und Genera stellen auffallende Ausnahmen dar, indem sie dem Netzadertypus der Dicotylen theils vollständig entsprechen, theils sich nähern.

Unter den Gymnospermen hat nur Gnetum (übereinstimmend mit dem übrigen, den Dicotylen nächststehenden morphologischen Verhalten) ganz dicotyle Nervation; die Pinnae von Stangeria nur einzelne randläufige Anastomosen; alle übrigen Formen getrenntläufige Bündel.

Bemerkenswerth ist die Mannichfaltigkeit des Bündelverlaufs in den gross entwickelten Laubflächen der Farngewächse, wo selbst innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises, z. B. den Gattungen Polypodium, Aspidium, im Sinne von Mettenius' Fil. hort. Lips. die einen Arten getrenntläufige Bündel einfachster Anordnung haben, andere Netzadern und wo theils innerhalb einer und derselben Species theils besonders nach den verschiede-

nen Arten zwischen den extrem verschiedenen Typen alle intermediären vorkommen. Die Zahl der Bündel auf einem gegebenen Flächenstück ist bei den Farnen allerdings, im Vergleich mit angiospermen Phanerogamen wohl immer eine geringe, der Plan ihrer Vertheilung aber vielfach, z. B. bei Ophioglossum vulgatum, Platycerium, der gleiche wie in den netzaderigen Dicotyledonenblättern.

d. Verbindung der Bündelsysteme verschiedener Spross- und Zweigordnungen.

§ 93. Das Bündelsystem seitlicher, gleich- oder ungleichnamiger Zweige einer relativen Hauptachse, steht mit dem der letzteren in Continuität, setzt sich an dasselbe an. Die Form, in welcher dieses geschieht, richtet sich hauptsächlich nach der morphologischen Qualität der Haupt- und Seitenachsen, dem morphologischen Orte des Ursprungs letzterer und dem Bündelverlauf innerhalb der jeweiligen Achsen. Specifische Besonderheiten treten in manchen Fällen hinzu. Hiernach ist die folgende Uebersicht einzutheilen.

I. Gleichnamige Verzweigungen beblätterter Stengel.

I. Normale Zweige.[1]

a. Dicotyledonen und Gymnospermen mit Bündelring.

§ 94. Die normalen Zweige der in § 61—63 behandelten Dicotyledonen und Gymnospermen sind in den allermeisten Fällen axillär; von solchen ist daher hier fast ausschliesslich die Rede. Ueber die selten vorkommenden extraaxillären liegen nur wenige hier in Betracht kommende Untersuchungen vor, von welchen einzelne in Nachstehendem gelegentlich erwähnt sind.

Das primäre Bündelsystem der axillären Seitensprosse, soweit es aus Blattspuren besteht, zeigt vier Hauptformen des Ansatzes an das des Hauptprosses.

In den meisten Fällen vereinigt es sich an der Insertionsstelle des Zweiges zu 2 bis wenige Bündel, die sich in dem Knoten des Tragblatts an solche Spurstränge des Hauptsprosses ansetzen, welche die hier durch den Austritt der medianen Spurstränge entstandene Lücke des Bündelrings (Tragblattlücke) begrenzen.

In einer zweiten, anscheinend minder zahlreichen Reihe von Fällen treten die 2 oder wenigen Stränge der Zweigbasis im Tragblattknoten in den Bündelring des Hauptsprosses und gehen in diesem eigenläufig bis zu einem tiefern Knoten hinab, um sich in diesem gleich Blattspursträngen anzusetzen.

In diesen beiden Fällen ist die Stellung der Ansatzstränge immer derart, dass zwischen dem Marke von Haupt- und Seitenspross directe Continuität besteht.

In einer dritten Reihe von Fällen setzt sich das Bündelsystem des Seitensprosses im Tragblattknoten mit zahlreichen Strängen an den vielsträngigen Bündelring des Hauptsprosses aussen an, so dass die Markcylinder beider Sprossordnungen nur mittelst schmaler Markstrahlen in Verbindung stehen.

1) Im Sinne von Sachs, Lehrb. p. 174.

Die vierte Kategorie endlich wird durch manche unten zu beschreibende Cacteen von sehr eigenthümlichem Verhalten repräsentirt.

Für die Fälle der ersten und zweiten Kategorie liegt eine Anzahl genauerer Untersuchungen vor von Nägeli und Anderen, welche ihm in der Verfolgung der primären Blattspuren folgten.[1]) In den der ersten Reihe angehörigen, zahlreichsten ist das Bündelsystem des Axillarsprosses an seiner Ansatzstelle vereinigt in zwei Stränge, welche man die Ansatzstränge nennen kann. Dieselben setzen sich an die Spurstränge in oder dicht unter dem Tragblattknoten, und zwar:

a) an die von oben herabkommenden Stränge, welche die Tragblattlücke seitlich begrenzen, der eine rechts, der andere links: Iberis amara, Lupinus (Axillarsprosse der Cotyledonen (Fig. 94, p. 249), Passiflora Vespertilio (axilläre Ranken), Antirrhinum majus, Urtica Dodartii, auch Pisonia; Juniperus (Fig. 108, p. 256) Kurztriebe (Nadelbüschel) von Pinus (Fig. 110, p. 257),

b) an den oder die Blattspurstränge des Tragblattes selbst: Anagallis arvensis (axilläre Blüthenstiele), Clematis (p. 255).

Bei Satureja variegata findet sowohl der unter a) als der unter b) bezeichnete Fall statt. Bei Galium und Rubia setzen sich zuerst die 2 Spurstränge des ersten Blattpaares, dann die des 2ten Blattpaares des Axillarsprosses meist im Knoten an den zum Tragblatt gehenden Strang an; ebenso verhält sich meistens Russelia juncea, zuweilen Spergula arvensis.

In der zweiten Reihe von Fällen treten die beiden Axillarsprossstränge im Tragblattknoten in den Bündelring des Hauptsprosses und gehen eigenläufig durch ein (z. B. Aristolochia, Fig. 96, p. 250, Lathyrus Aphaca, Fig. 98, 99, p. 251) zwei (z. B. Cerastium frigidum, Fig. 102, 103, p. 253) und selbst 3 Internodien (z. B. axilläre Blüthenstiele von Viola elatior) hinab, um sich dann an Blattspurstränge anzusetzen. Weitere Beispiele und Details s. bei Nägeli, l. c. und oben, § 61, p. 246. Bei den vorhin genannten Galium, Rubia, Spergula, Russelia kommt nach Nägeli entweder sofortiger Ansatz im Tragblattknoten oder eigenläufiges Abwärtssteigen durch ein Internodium und mehr vor. Bei Vitis vinifera treten von dem Axillarspross, sowie auch von der nicht axillären Ranke, drei gewöhnlich durch ein Internodium eigenläufig absteigende Bündel in den Hauptspross.

Die zwei oder drei Ansatzstränge des Axillarsprosses kommen entweder dadurch zu Stande, dass sich seine schon im untersten Knoten mehrsträngigen Blattspuren an der Ansatzstelle zu 2 Strängen vereinigen, z. B. Clematis; oder sie sind die einsträngigen Spuren seiner beiden untersten Blätter, z. B. Galium.

Durch die beschriebenen Ansatzstränge ist aber die Verbindung des axillären Bündelsystems mit dem des Hauptsprosses nicht vollendet. Vielmehr treten nach Frank's[2]) Untersuchungen an Taxus, Quercus, Bidens, Solidago alsbald Verbindungsstränge auf, einer bei Quercus, etwa 3 bei Taxus, welche von dem obern Rande der Tragblattlücke abwärts zu den Ansatzsträngen verlaufen. Durch diese und nachher zwischen den ursprünglichen auftretende fernere »Ausfüllungsstränge« wird die Verbindungsstelle des Markes vom Haupt- und

1) Vgl. oben § 61.
2) Bot. Ztg. 1864, p. 154 u. 382.

Axillarspross bald ringförmig umgrenzt. Die Ausfüllungsstränge gehören ohne Zweifel den secundären Zwischenstrangbildungen (Cap. XIV) an; für die oberen Verbindungsstränge ist das Nämliche wahrscheinlich, doch bedarf ihr Verhältniss zu den Blattspuren des Axillarsprosses noch genauerer Untersuchung.

Bezüglich des Bündelansatzes solcher Axillarsprosse, welche zu 2 und mehr über einander stehen, seien hier Frank's (l. c. p. 382) Angaben wörtlich reproducirt, die Sache weiterer Untersuchung empfohlen. »Bei Rubus stehen in der Blattachsel 2 Knospen dicht über einander, ihre Gefässbündelsysteme sind in den unteren Theilen mit einander vereinigt und hängen mit dem Gefässbündelsysteme des Stammes so zusammen, als wenn sie einer einzigen Achselknospe angehörten. Nachdem sich beide seitliche Reihen (d. h. die Verzweigungen der beiden ursprünglichen Ansatzstränge, Ref.) an ihren vorderen (d. h. dem Tragblatt zugekehrten) Enden vereinigt haben, weicht jede in ihrer Mitte auseinander und die vorderen Hälften schliessen sich nun zu einem kreisförmigen System für die untere Knospe. Die zurückgebliebenen hinteren Hälften vereinigen sich alsbald an ihren vorderen Enden und bilden das Gefässbündelsystem der zweiten Knospe. Die hinteren Theile beider Gefässbündelkreise werden auch hier durch abwärts steigende Stränge geschlossen, die demnach bei der unteren Knospe von den Gefässbündeln der obern ausgehen. — Bei den oft bis zu 4 senkrecht übereinander stehenden, aber meist ziemlich von einander entfernten Achselknospen von Lonicera Xylosteum, deren oberste man äusserlich nicht wohl von Adventivknospen zu unterscheiden vermag, sind die unteren Theile der Gefässbündelsysteme ebenfalls in den Gefässbündelkreis des Stammes eingeschaltet, doch pflegt hier jedes System für sich mit dem Stamme in Verbindung zu stehen, indem sich oberhalb jeder Knospe die Lücke des Gefässbündelrings des Muttersprosses schliesst und erst dicht unter der Insertion des nächsten wieder geöffnet wird, wo dann von den Rändern des offenen Gefässbündelkreises die beiderseitigen Knospenstränge ausgehen.«

Der dritte, seltnere Fall des Ansatzes der axillaren Bündel ausserhalb es geschlossenen Bündelrings des Hauptsprosses findet sich bei Umbelliferen, 'enngleich nicht bei allen. Die Blattspurbündel des untersten Axillarspross-iternodiums treten hier, in dem Tragblattknoten, zusammen zu einem rinden-ändigen Strange, welcher sich sofort in zwei nach rechts und links abgehende ıd den Bündelring des Hauptsprosses miteinander gürtelartig quer um-ıannende Arme theilt. Von diesem Gürtel gehen abwärts paarweise neben nander entspringende Zweige ab. Jedes dieser Zweigpaare umfasst rittlings ın oben und aussen einen Spurstrang des Tragblatts und setzt sich convergirend ı dessen beide Seiten an, da wo er aus dem Bündelringe des Hauptsprosses ırh aussen biegt. Das Bündelsystem des Axillarsprosses ist also ausserhalb des nges des Stammes durch die rittlings aufsitzenden Paare auf ebensoviele aus-?tende Stränge seines Tragblattes befestigt. Es umfasst in dieser Weise ent-?der den ganzen Knotenumfang, auf sämmtlichen austretenden Bündeln der ›ngelumfassenden Tragblattspur reitend: Foeniculum, Heracleum-, Chaero-ıyllum-Arten, Myrrhis, Archangelica; oder nur einen Theil desselben, nur f wenigen Tragblattsträngen aufsitzend: Aethusa Cynapium. Eine Markcon-ıuität zwischen den Sprossen beider Ordnungen ist hiernach nur mittelst r schmalen Markstrahlen möglich.

In der beschriebenen Weise ist die Erscheinung an der erwachsenen anze gestaltet[1]). Ihr genaueres entwicklungsgeschichtliches Studium ist noch

1) Wenn ich nicht irre, ist sie vor langer Zeit von C. F. Schimper als »Astkorb« beırieben worden. wo, habe ich vergeblich zu ermitteln gesucht. —

zu machen. Auch nach beträchtlicher secundärer Verdickung des Stammes bleibt sie kenntlich und die dicken, aber mit schmalen Füsschen befestigten stammumfassenden Astansätze gehen wie Korbgeflechte um die Knoten der Hauptachse; besonders entwickelt bei den perennirenden bodenständigen Sprossen von Myrrhis, Chaerophyllum-Arten u. s. w.

Manche Umbelliferen haben, wie aus der Continuität des beiderseitigen Markcylinders ersichtlich ist, eine andere, näher zu untersuchende Form des axillaren Ansatzes; so Silaus pratensis mit seinen markständigen, p. 261 erwähnten Bündeln.

Die gleiche Form des Axillaransatzes, wie bei den oben genannten Umbelliferen, speciell Aethusa, findet sich bei Aralia japonica; ob bei anderen Araliaceen, und bei anderen Familien, deren Blattinsertion und vielleicht auch Bündelverlauf den Umbelliferen ähnlich ist, z. B. Ranunculaceen mit alternirenden Blättern, bleibt zu untersuchen.

Der oben erwähnte vierte, ganz besondere Fall des Knospenbündelansatzes findet statt bei Echinocactus- und einigen dicksprossigen Cereus-Arten (C. candicans?). Seine Entwicklung ist noch zu untersuchen. Im erwachsenen Zustande findet man die eintsrängigen Blattspuren im Bündelring zu senkrechten getrennten, den Stengelkanten gleichzähligen (Echinocactus) oder zu netzförmig verbundenen Sympodialsträngen vereinigt, zwischen ihnen breite Markstrahlen. Die Blattstränge laufen wenig schräg, fast horizontal aufwärts gegen den untern Rand der Stachelpolster, also gegen die Insertionsstelle der rudimentär bleibenden Blätter. Dicht über einem jeden Blattstrang und in diesem annähernd paralleler Richtung wird die dicke Rinde des Stammes von einigen, einander genäherten und mit ihren Gefässtheilen einander zugekehrten Gefässbündelchen durchzogen, welche zu der über dem Blattrudiment angelegten Axillarknospe gehören und sofort eine beträchtliche Stärke erhalten, wenn die Knospe zum Spross heranwächst. Diese Knospenstränge nun treten durch die Markstrahlen zwischen den Blattspursympodien des Stammes ins Mark, sind hier reich nach allen Seiten verästelt und ihre Aeste miteinander zu einem reichen das ganze Mark durchziehenden Geflechte vereinigt. Mit den Blattspursympodien steht dieses Knospenbündelsystem nur durch einzelne kurze Verbindungsstränge an den Durchtrittstellen durch die Markstrahlen in directem Zusammenhang. — Bei den Opuntien, Cereus speciosissimus u. a., auch bei den Rhipsalideen[1]) fehlt die beschriebene Erscheinung, die Knospenbündel setzen sich, so weit untersucht, in der für Dicotylen gewöhnlichen Form theils an die Rindenbündel, theils an die des Bündelrings an, Markbündel fehlen gänzlich. Bei den Mamillarien, welche Markbündel besitzen (p. 264), ist eine Beziehung dieser zu Seitensprossanlagen wenigstens bis jetzt nicht aufgefunden.

Die erwähnten Pflanzen haben demnach ein System markständiger Bündel, welches von den anderen oben p. 263 beschriebenen seiner Bedeutung nach wesentlich verschieden ist.

Wo letztere und wo rindenständige Bündel bei Dicotyledonen vorkommen, findet der axillare Ansatz, soweit bekannt, in einer (meist wohl der ersten) der

1) Vgl. Vöchting, l. c. (p. 271).

typischen Formen statt, unter Hinzukommen directer Verbindungen zwischen den Mark- resp. Rindenbündeln des Hauptsprosses und der Seitensprosse.

b. Monocotyledonen und Phanerogamen mit axilem Strang.

§ 95. Unter den dem Palmentypus (§ 65—67) angehörigen Monocotyledonen treten bei Palmen [1], Dracaeneen, Liliaceen, Aroideen, Orchideen u. a. die zahlreichen Bündel des untersten Internodiums des normalen axillaren Seitensprosses im Knoten in den Bündelcylinder des Hauptsprosses, um mit den Bündeln des Tragblatts schräg ab- und einwärts zu steigen und, ohne die Mitte des Cylinders zu erreichen, sich successive an peripherische Bündel dieses anzusetzen. In manchen Fällen, wie den Rhizomen von Acorus, dringen die Axillarbündel nicht weiter als bis zur Oberfläche des Cylinders des Hauptsprosses vor, breiten sich aber, reich verästelt, auf der zugehörigen Längshälfte des Hauptsprosses weit nach abwärts aus und bilden, mit den Bündeln der Cylinderoberfläche verflochten und stellenweise vereinigt, ein dichtes, gegen die Rinde scharf abgesetztes Stranggeflecht.

Bei den untersuchten Gräsern, Zea, Saccharum, Coix, Arundo Donax u. a. reten aus dem untersten Internodium des Axillarsprosses zahlreiche Bündel quer in den Knoten und verzweigen sich hier ungemein reichlich, ihre Aeste über den ganzen Querschnitt des Knotens, in verticaler Richtung dagegen nur wenig ausbreitend, zwischen die senkrecht durch den Knoten tretenden Bündel der Hauptachse und zwischen einander einschiebend und hie und da an jene ansetzend. Die Gesammtheit der Axillarbündel bildet im Knoten ein in der bezeichneten Weise ausgebreitetes und angesetztes reiches und wirres Geflecht von der Form einer queren Scheibe, welche bei den genannten grossen Arten einige Millimeter hoch wird [2]) und deren im fertigen Zustande undeutliche Entstehung durch die vom Axillarspross ausgehende Einschiebung an jungen Entwicklungszuständen klar hervortritt.

Bei dünnstengeligen Commelineen wie Tradescantia albiflora, Commelina agraria finden sich in dem basalen Internodium des jungen Axillarsprosses mehrere innere Stränge (vgl. § 69), — z. B. 3 oder 4 bei genannter Tradescantia —, welche in den Knoten des Hauptsprosses dringen und sich hier, über dem aussiegenden Medianstrang des Trageblatts abwärts gewendet, an die Vereinigungsstelle der inneren Bündel ansetzen. In etwas älteren Axillarsprossen kommen hierzu peripherische, jedenfalls theilweise die stammeigenen, welche sich an die stammeigenen des Hauptsprosses ansetzen. Bei dickstengeligen Commelineen wie Maravelia zeylanica, Dichorisandra-Arten vereinigen sich die inneren Bündel des untersten Axillarspross-Internodiums zu einem dicken Strang, welcher beinahe genau horizontal in den Tragblattknoten dringt, um sich in dessen Mitte mit einigen Zweigen an hier absteigende innere Bündel anzusetzen. Bei Tradescantia virginiana treten mehrere Bündel aus dem Axillarspross in den Tragblattknoten und theilen sich hier in Aeste, welche ähnlich wie im

1) Mohl, Palm. Struct. p. 31. — Vgl. auch Falkenberg, l. c. und die Bemerkung oben, p. 287.
2) Vgl. v. Mohl, l. c. Tab. 9. — Schleiden, Grundz. 3. Aufl. II, 158.

Grasknoten zwischen die inneren Bündel des Hauptsprosses geflochten sind und sich an diese anlegen.

In dem Knoten von Potamogeton natans ist das Bündelsystem des jungen Axillarsprosses in einen Strang vereinigt und dieser setzt sich an den medianen des Tragblattes, da wo derselbe nach aussen biegt. Die anderen untersuchten Potamegetonen — P. lucens, gramineus, pectinatus, pusillus — zeigen ganz ähnlichen Ansatz, mit dem Unterschiede, dass sich der vom Axillarspross kommende Strang nicht an den ins Tragblattt abgehenden, sondern an den im Knoten abwärts steigenden, axilen Sympodialstrang ansetzt. Vgl. Fig. 123, p. 283.

Aehnlich wie bei letztgenannten Monocotyledonen sind, soweit bekannt, die selbstverständlich sehr einfachen Ansatzverhältnisse bei den Phanerogamen mit axilem Strange überhaupt.

c. Farnartige Pflanzen.

§ 96. Unter den Farngewächsen findet sich theils gabelige, theils monopodiale Verzweigung, bei manchen Arten, wie bei Aspidium filix mas, Athyrium filix femina beide Verzweigungsformen neben einander.

Monopodiale Verzweigung kommt unzweifelhaft zu den Salviniaceen, Marsiliaceen und manchen Filices. Sehr viele Filices zeigen ein anscheinend aus Hauptachse und Seitensprossen gegliedertes Sprosssystem, von welchem streitig, ob es ein Monopodium oder ein aus ungleich geförderten successiven Gabelungen aufgebautes Sympodium ist. Dasselbe soll hier als Monopodium betrachtet werden, wie es Mettenius auffasst. Ich bemerke aber ausdrücklich, dass ich diese Auffassung nur acceptire, um die hier zu gebende Darstellung zu vereinfachen, und dass ich die bezügliche Controverse vollkommen unentschieden lasse. Die Thatsache, dass der Bündelansatz der facischen Seitensprosse in vielen hierher gehörenden Fällen für die Auffassung Mettenius' zu sprechen scheint, kann keineswegs entscheidend sein, weil ungleiche Förderung des Wachsthums gleichwerthig angelegter Sprosse auch eine von Anfang an ungleiche Gestaltung ihres Gefässbündelsystems zur Folge haben kann.

Die normalen Seitensprosse der hierher gehörenden Gewächse stehen, mit Ausnahme mancher auch in dieser Beziehung streitiger Hymenophylleen und Davallien, nicht axillar, wenn auch in constanten anderweiten Stellungen zu den Blattinsertionen.

Sie entspringen entweder vom Stamme, und zwar theils dicht bei der Insertionsstelle des Blattes, seitlich oder unter dem Rücken dieses, theils in grösserer Entfernung, zwischen zwei Blättern; oder sie entspringen auf dem Rücken oder an den Seiten des Blattstielgrundes selbst, manchmal, wie bei den doch auch hierher zu rechnenden gewöhnlichen Verzweigungen von Aspid. filix mas, in beträchtlicher, bei dem genannten Beispiel etwa 2—3 Centimeter betragender Entfernung von der Insertionsstelle. Vgl. Fig. 132, C, p. 297.

Bei der zweifellos monopodialen Verzweigung vieler Filices mit mehr als zwei Blattzeilen, ist das Gefässbündelsystem des Seitensprosses in der Regel gegen die Ursprungszelle hin vereinigt zu einem schmalen, nicht hohlen Strange, welcher an einem Strange der Hauptachse ansitzt. So bei den an oder unter

dem Rücken der Blattstielbasis hervortretenden Seitensprossen von Aspidium cristatum, spinulosum, Blechnum Spicant, Asplen. filix femina, Polypodium alpestre, Alsophila aculeata u. a. [1]) Am untern Rande einer Blattlücke des Stammes setzt sich bei den Erstgenannten das eine fadenförmige Bündel, welches in die dünne Zweigbasis tritt, an; bei dem untersuchten Exemplar von Alsophila mehrere Bündel, deren jedes in einen der in Mehrzahl um eine Blattbasis entspringenden Sprosse geht. Das Bündel des Seitensprosses von Struthiopteris hat denselben Ansatzort wie bei Aspidium cristatum, ist aber nicht fadenförmig, sondern von der Gestalt einer nach aussen rinnig ausgehöhlten Platte, die sich nit ihrer Entfernung vom Ansatzpunkte allmählich verbreitert und zur schräg nach aussen und unten geöffneten Röhre schliesst. Durch die Röhre und Rinne setzt sich hier das Mark des Seitensprosses in das Parenchym des Hauptsprosses ununterbrochen fort, während bei den fadenförmig entspringenden Bündeln diese Continuität nicht besteht. — Die blattstielständigen Seitensprosse von Aspid. ilix mas haben in der Regel den gleichen fadenförmigen Bündelansatz an ein Bündel des Blattstiels. Seltener entspringt das Bündelsystem des Seitensprosses mit 3 Strängen von ebensovielen des Stiels, oder als sofort markerfüllte Röhre vom Rande einer Lücke in einem bandförmig verbreiterten Blattbündel. Bei einer als Diplazium giganteum bezeichneten Art endlich fand Stenzel diese letztere Ansatzform an den vom Stamm unter den Blättern entspringenden Verzweigungen: für jeden Ast ist in dem Bündelnetz des Stammes eine eigene kleine Lücke, von deren Rand das des Astes röhrenförmig entspringt.

Bei den Farnen und Rhizocarpeen mit zweizeilig beblättertem langgliedrigem Stamme und vom Stamme, nicht vom Blattstiel abgehenden Seitensprossen findet, wenn ein einfaches axiles Bündel vorhanden ist, selbstverständlich ein Ansatz des zum Seitenspross gehenden an das in dem Hauptsprosse verlaufende statt. Bei den Marsiliaceen mit röhrenförmigem Strange entspringt das in den Ast abgehende sogleich in Röhrenform vom Rande iner entsprechenden Lücke in der Bündelröhre der Hauptachse, durch welche Lücke das Mark beider Achsen in Continuität steht.

Bei den mit deutlich hervortretendem Ober- und Unterstrang versehenen Farnen (s. oben, p. 298) ist in den meisten beschriebenen Fällen [2]), wie bei den mehrzeilig beblätterten, das Bündelsystem des Seitensprosses am Grunde vereinigt in ein Bündel, welches von dem nächstuntern, die Blattlücken trennenden Querstrang entspringt, meist in Form einer markwärts offenen Rinne. So bei Aspidium albopunctatum, coriaceum (vgl. Fig. 135, p. 299), Acrostichum Lingua, brevipes, den meisten Davallien und anderen oben genannten Arten, über deren Detailverhältnisse Mettenius' Darstellung zu vergleichen ist. Nach Trecul's Untersuchung [3]) würde jedoch bei A. coriaceum der zum Zweig abgehende Strang sich sowohl an den queren als an den Unterstrang, in den Winkel den diese beiden bilden, ansetzen. Unter den Davallien verhalten sich einige Arten (D. stenocarpa, divaricata) in sofern abweichend, als ein die Blattlücken abgrenzender geschlossener Querstrang fehlt, an seiner Stelle aber und in der

1) Hofmeister, Beitr. l. c. — Stenzel, l. c. vgl. p. 294.
2) Mettenius, Angiopteris, p. 546.
3) Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XII, p. 242.

Richtung, welche er bei anderen Species hat, zwei Stränge verlaufen, der eine vom Ober-, der andere vom Unterstrang entspringend, beide schräg scheitelwärts convergirend und ohne sich zu berühren als Ober- und Unterstrang in den Seitenspross eintretend. Unregelmässiger, doch auch hier anzuschliessen ist das von Mettenius beschriebene Verhalten der Dav. chaerophylla.

Von den an die soeben besprochenen, durch Uebergänge sich anschliessenden Farnen mit gespaltenem Ober- oder Unterstrang und jenen, bei denen statt beider Stränge nur ein reichmaschiges, oft unregelmässiges Bündelnetz vorhanden ist (s. p. 299), lässt sich allgemein nur dieses aussagen, dass manchen einfach gebauten Formen, z. B. Polypodium squamulosum, das Bündelsystem der Seitensprosse von einer bestimmten Masche in dem der Hauptachse als einfaches Bündel entspringt. In der überwiegenden Mehrzahl dieser Fälle entspringen von dem Rande bestimmter Maschen mehrere in den Seitenspross tretende dünne Bündel. Vgl. Fig. 136, p. 299. Ihre Zahl ist nach Arten verschieden, 2—8, soweit die vorhandenen Daten reichen, immer geringer als die der bei derselben Species in ein Blatt tretenden. Wo markständige Bündel vorhanden sind und eine Continuität besteht zwischen dem Marke des Haupt- und des Seitensprosses, zweigen sich von den Markbündeln jenes in letzteren tretende Aeste ab, z. B. Polybotrya Meyeriana; bei den als einfacher, nicht hohler Strang sich ansetzenden Seitensprossbündeln ist solche Abzweigung nicht vorhanden.

Wo die Seitensprosse vom Blattgrunde entspringen, finden, wie das oben erwähnte Beispiel von Aspidium filix mas zeigt, ähnliche, auch ähnlich variirte Verhältnisse des Bündelansatzes statt, wie bei den vom Stamme abgehenden. Eingehendere Untersuchungen darüber liegen wenige vor.

Ueber den Bündelansatz an den spärlich vorkommenden Verzweigungsstellen der Osmundaceen sind ebensowenig, wie über das Zustandekommen dieser Verzweigungen, genauere Untersuchungen vorhanden.

Bei den Equiseten setzt sich das Bündelsystem jedes Zweiges, in einen Strang vereinigt, im Knoten des Hauptsprosses an den Gabelungswinkel eines von der nächsthöhern Blattscheide herabkommenden Bündels (vgl. p. 290) aussen an.[1])

Wo die Verzweigung als Gabelung der Hauptachse auftritt und persistirt, theilt sich auch das ganze Bündelsystem dieser in zwei, je in einen Gabelzweig eintretende, beide sind untereinander und dem der Hauptachse im Wesentlichen gleich.

Von Filices sind — wenn man die oben angedeuteten Controversen bei Seite lässt — die Rhizome von Pteris aquilina[2]) ein exquisiter hierher gehöriger Fall. Vgl. Fig. 143, p. 307. Auch bei Aspidium filix femina kommt die Erscheinung nach Hofmeister häufig, bei Aspid. filix mas selten vor. Sie wird freilich von Mettenius hier als durch frühzeitige Förderung monopodial angelegter Seitensprosse entstandene scheinbare Gabelung gedeutet.

Für die Lycopodien und Selaginellen, deren Verzweigungen immer — wenn auch nicht immer ganz gleichwerthige — Gabelungen sind, ist der An-

1) S. Stenzel, l. c. Taf. IV, Fig. 13.
2) Vgl. Hofmeister, Stenzel, l. l. c. c.

satz der in die Zweige gehenden Gefässbündel durch das Gesagte allgemein bezeichnet. Bei den Selaginellen mit 2 seitlichen Bündeln in jedem Spross, wie S. Kraussiana, Martensii etc. (vgl. p. 293), gehen von den 4 für jeden Gabelast bestimmten entweder drei von dem einen Strange des Hauptsprosses spitzwinklig divergirend aus und der 4te ist die Fortsetzung des andern im Hauptspross verlaufenden; oder jeder der letzteren spaltet sich in 2 (bei ihrem Eintritt in den Gabelast zunächst sehr genäherte) Zweige. Bei S. Martensii ist der erstere Fall beobachtet[1]), bei S. Kraussiana[2]) kommen beide Fälle vor; bei letzterer an der Gabelungsstelle ausserdem eine mehr oder minder vollständige Queranastomose. Für die mit mehreren Bündeln im Sprosse versehenen Selaginellen ist der Abgang in die Seitensprosse nicht näher untersucht.

II. Adventivsprosse.

§ 97. Von den Adventivsprossen steht allgemein fest, dass ihr Bündelsystem sich stets an die ihrem Ursprungsorte nächstliegenden Gefässbündel oder Stellen des Holz- und Bastkörpers der Hauptachse ansetzt. Da solche Sprosse an den heterogensten Orten und in verschiedensten Alterszuständen der Pflanzen entstehen können, so sind die Einzelfälle von grosser Mannichfaltigkeit. Kennt man den normalen Bündellauf, so ist die Orientirung mit dem Gesagten vollständig gegeben.

II. Wurzeln.

§ 98. In den gabelig verzweigten Wurzeln der Isoëten, Selaginellen, Lycopodien gabelt sich das Gefässbündel wie in den dichotomen Stengeln.

Als seitliche Zweige finden sich Wurzeln an gleichnamigen Gliedern sowohl als an Stengeln, selten an Blättern; die einen treten an bestimmten morphologischen Orten auf, z. B. an bestimmten Punkten der Blattinsertion, die anderen ordnungslos; jene kann man normale, letztere adventive Seitenwurzeln nennen.

Die stets endogene Entstehung seitlicher Wurzeln findet in oder an Gefässbündeln resp. Holz- und Bastmassen statt. Ihr Gefässbündel setzt sich direct und unverzweigt an das nächste der Hauptachse an oder spaltet sich in Zweige, welche mit mehreren jener angehörigen sich verbinden.

Ersteres, einfache Ansetzung, findet selbstverständlich bei Gliedern mit einfachem axilem Strange — also bei fast allen Wurzeln — statt; sodann an den nach dem Dicotylentypus aufgebauten Stengeln und den Farnen.

Spaltung des Wurzelbündels in mehrere Schenkel, welche sich an mehrere Bündel ansetzen, ist eine im Stamme der Monocotyledonen häufige Erscheinung. Sie findet sich übrigens nicht bei allen Arten; im Rhizom von Carex hirta z. B. setzen sich die Wurzelbündel einfach an je ein peripherisches des Stammcylinders.

1) Vgl. Nägeli u. Leitgeb, Entstehung etc. d. Wurzeln, Taf. XVIII, Fig. 11.
2) Hofmeister, Vergl. Unters., Taf. XXIII, 4.

Die Zweige oder Schenkel, in welche die sich ansetzenden Wurzelbündel getheilt sind, treten in der Peripherie des Bündelcylinders auseinander. Sie setzen sich dann, in einer ersten Reihe von Fällen, an hier verlaufende Bündel an, ohne tiefer in den Stammcylinder einzudringen; so bei den untersuchten Orchideen, manchen Commelineen, Aroideen, Richardia aethiopica, Philodendron spec., mit wenigen kurzen, vorwiegend nach oben und unten divergirenden Schenkeln; Acorus mit reicherer Verästelung; Calla palustris[1]) mit einem Kranze von Wurzeln, deren Bündelansätze mit einander einen Quergürtel bilden in jedem Knoten des Rhizoms.

In einer anderen Reihe von Fällen theilt sich das Bündel der Wurzel an der Aussengrenze des Stammcylinders in zahlreiche Aeste, welche, nach allen Richtungen divergirend, zwischen die Bündel des Stammes treten und in welligem Verlaufe nach der Mitte dieses vordringen, um sich, die einen weiter aussen, die anderen tiefer innen, an Bündel des Stammes anzulegen. So bei den Palmen[2]), wo die eindringenden Bündel die Stammesmitte nicht erreichen in den Knoten der Gräser, dickstengeliger Commelineen.

Auch an den dicken Primärseitenwurzeln von Pandanus setzt sich das Bündelsystem der gleichnamigen Seitenachsen an das der Hauptachse in der soeben beschriebenen Form an, d. h. zahlreiche strahlig divergirende und undulirte Zweige treten zwischen und an die unten (§ 108) zu beschreibenden Longitudinalbündel; und bei den Palmen schiebt sich, nach Mohl, das Bündel der Wurzeläste, in ähnlicher Weise in dünne Aeste gespalten, zwischen die Elemente des hohlcylindrischen Bündels der relativen Hauptwurzel ein.

Die Erscheinungen bei den genannten Commelineen seien noch etwas näher beschrieben. In den Knoten entspringen, vorwiegend auf der dem Axillarspross entgegengesetzten Seite und etwas höher als die Insertionsstelle dieses und als die Vereinigungsstelle der Blattspurbündel, mehrere Nebenwurzeln. Die Bündel dieser dringen horizontal in den Stamm bis zu der von dem stammeigenen Bündelkreise (s. p. 280) eingenommenen Cylinderfläche. Hier theilen sie sich in horizontal divergirende Schenkel und diese bilden miteinander einen rings um die ganze Peripherie gehenden niedrigen Quergürtel. Bei den schlanken Stengeln von Tradescantia albiflora, Commelina agraria ist dieser Gürtel ohne centripetale Zweige. Bei Tr. zebrina, virginiana, Maravelia zeylanica gehen von ihm zahlreiche Aeste in centripetaler Richtung ab, quer durch den ganzen Knoten verbreitet in welligen Krümmungen, mit den absteigenden Bündeln des Stammes und mit den eintretenden des Axillarsprosses anastomosirend, und ein ähnliches, wenn auch minder dichtes und hohes Geflecht bildend wie das für die Grasknoten characteristische.

B. Bau des Gefässbündels.

§ 99. Die Gefässbündel sind Stränge, welche aus Tracheen und Siebröhren als ihren wesentlichen Theilen bestehen. Beide werden von parenchymatischen, oft auch von sklerenchymatischen Elementen begleitet. Der Bau des Bündels ist bestimmt durch die Zusammenstellung aller dieser Bestandtheile.

1) v. Tieghem, Struct. des Aroidées, l. c.
2) v. Mohl, Palm. structura, p. XIX. Tab. I, A. u. Verm. Schr. p. 157 u. 172.

In dem Verlaufe eines Bündels erfährt derselbe mehr oder minder grosse Veränderungen. Von einander entfernte Querschnitte desselben Bündels können die grössten Verschiedenheiten in der Zahl und Vertheilung der einzelnen Bestandtheile zeigen; Fig. 147 stellt z. B. den im Blatte verlaufenden Theil, Fig. 148 das im Stamme befindliche untere Ende eines Blattspurbündels von Acorus Calamus dar, in der dazwischen liegenden Strecke geht die eine Structur in die andere successive über. Am auffallendsten treten solche Verschiedenheiten

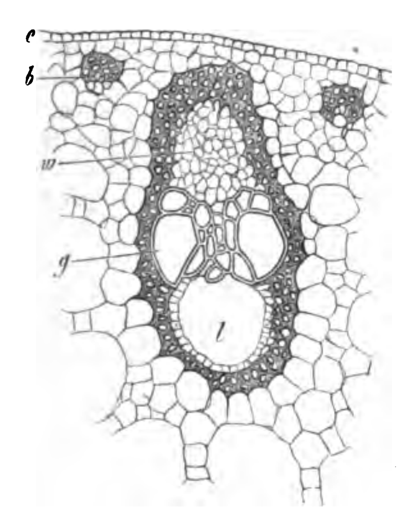


Fig. 147.

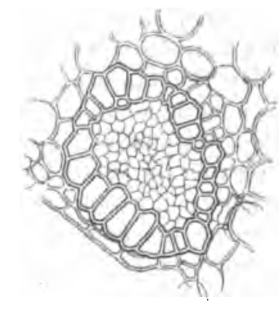


Fig. 148.

hervor bei Vergleichung der peripherischen im Laube oder der Stammperipherie ausgebreiteten Enden der Bündel mit den übrigen Theilen derselben. Es ist daher zweckmässig, bei der Betrachtung zu unterscheiden zwischen Bündelenden und Bündelstämmen, wenn auch eine scharfe Grenze zwischen beiden in keinem Falle angegeben werden kann.

In die Kategorie der Bündelstämme gehören der Hauptsache nach die im Stamm, Wurzeln, Blattstielen und starken Blattnerven verlaufenden Bündel. Die Beschreibung des Baues hat von ihnen auszugehen.

Die meisten Bündelstämme besitzen, bei aller Verschiedenheit im Einzelnen, die oben allgemein angedeutete Zusammensetzung. In verhältnissmässig wenigen Fällen ist ihr Bau vereinfacht durch Schwinden oder Rudimentärbleiben wesentlicher Organe. Man hat daher unvollständige Bündelstämme von den vollständigen, completen, zu unterscheiden. Von ersteren soll hier zuerst die Rede sein.

Fig. 147. Acorus Calamus, Querschnitt durch die Peripherie des Blüthenschafts (145). e Epidermis. *b* kleine Gefässbündel, aussen vom Sklerenchym umscheidet. In der Mitte ein grosses Gefässbündel, *w* dessen Siebtheil, *g* äussere grosse Tracheen des Gefässtheils, *l* Intercellulargang am Innenrande dieses. — Der Querschnitt durch das Blatt zeigt den gleichen Bau.

Fig. 148. Acorus Calamus. Querschnitt durch das concentrisch geordnete untere Ende eines Blattspurbündels im Stamme (145). Der zart- und kleinmaschige Siebtheil nimmt die Mitte ein und wird umgeben von einem Ring leiterförmiger Netztracheiden. Aussen von diesem ist Parenchym.

I. Bündelstämme.

§ 100. Die wesentlichen Gewebelemente des completen Bündels sind Tracheen und Siebröhren. Beide sind immer so geordnet, dass ein Längsabschnitt des Bündels alle Tracheen, ein anderer oder seltener mehr als ein anderer alle Siebröhren enthält. In jedem Bündel ist also zu unterscheiden der Tracheen (Tracheiden oder Gefässe) führende und der Siebröhren führende Theil, kürzer ausgedrückt der Gefässtheil und der Siebtheil.

In beiden Theilen sind die characteristischen Gewebelemente der Regel nach nicht allein vorhanden, sondern zwischen Reihen oder Lagen von Zellen (vgl. p. 5) gestellt, derart dass alle oder die meisten Tracheen und Siebröhren wenigstens an einem Punkte mit diesen in Berührung stehen. Bei sehr kleinen Bündeln fehlt allerdings diese Einschiebung nicht selten in dem Gefässtheil; dafür grenzen aber die wenigen Tracheen, aus welchen derselbe besteht, wenigstens zum grössten Theil an die das Bündel umringenden Zellen. Seltner finden sich im Gefässtheile starker Bündel grössere, im Querschnitt mehr bis vielreihige Massen von Tracheen ohne dazwischen geschobene Zellen so bei den Marattiaceen, Osmundaceen, Ophioglosseen [1]; in den unten zu beschreibenden Bündeln des Blattes von Yucca, des Stengels von Fritillaria [2] u. a.

Die Aussenfläche eines Gefässbündels ist gegen umgebendes ungleichnamiges Gewebe in verschiedener Weise abgegrenzt. Nicht selten derart, dass die umgebenden parenchymatischen Elemente direct und ganz allmählich übergehen in jene, welche in dem Bündel selbst, zwischen den Tracheen und den Siebröhren stehen. Eine glatte scharfe Aussengrenze ist alsdann gar nicht vorhanden, wenn auch das Bündel, soweit es aus seinen wesentlichen Elementen besteht, immer scharf hervortritt. Häufiger ist allerdings die völlige oder theilweise Umgrenzung des Bündels durch eine distincte Scheide, Strangscheide, Bündelscheide [3]), in dem p. 6 allgemein festgestellten Sinne des Wortes. Dieselbe tritt auf erstlich in Form der Endodermis (p. 129), oder anderweiter eigenartiger Parenchymschichten (Cap. IX); zweitens in Form von Strängen oder Schichten sklerotischer Faserzellen oder besonders Sklerenchymfasern, welche das Bündel einerseits begrenzen oder rings umgeben. Alle diese Scheiden sind in der Regel mit gleicher Schärfe nach innen gegen das Bündel, wie nach aussen gegen die ungleichnamige Umgebung abgegrenzt; sie können daher eben so gut zu dem Bündel selbst wie zu seiner Umgebung gerechnet, die Grenze dieses entweder in die Aussen- oder die Innenfläche der Scheide gesetzt werden. Es ist üblich und zweckmässig, bei parenchymatischen, zumal Endodermscheiden, das Letztere zu thun, zumal auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Erscheinungen bei fast sämmtlichen Wurzeln; doch darf dabei nicht ausser Acht gelassen werden, dass für die Endodermis der meisten Bündel in Farnstämmen die Entwicklungsgeschichte eher zum gegentheiligen Resultate führt. Vgl. § 106.

Für die sklerenchymatischen Stränge und Scheiden, welche die Bündel der

1) Vgl. Russow, Vergl. Unters. p. 117.
2) v. Mohl, Palm. struct., Tab. G, Fig. 11.
3) C. H. Schultz, Die Cyclose, l. c. (p. 201), p. 246. — Sachs, Lehrb. p. 126. — Vgl. auch Russow, Vergl. Untersuchgn.

Länge nach begleiten, ist von Alters her gebräuchlich, sie den Gefässbündeln zuzurechnen oder, nach Nägeli's Vorgang, sie wenigstens als wesentliche Be-gleiter dieser zu betrachten und den aus ihnen und dem Gefässbündel beste-henden Gesammtstrang Fibrovasalstrang zu nennen. Schon aus den früheren Abschnitten und weiterhin aus der allgemeinen vergleichenden Betrachtung ler Sklerenchymanordnung (Cap. X) ergibt sich, dass jene Faserscheiden und Stränge, genau genommen, nicht zu den Gefässbündeln gehören, sondern zu einem besondern Gewebesystem, welches mit diesen streckenweise vereintläufig st oder nicht.

Unbeschadet aller dieser theoretischen Erwägungen, kann die anatomische letrachtung der Gefässbündel die Scheiden jeglicher Art, wo sie vorkommen, edenfalls nicht unberücksichtigt lassen.

Die Elemente des Gefässbündels sind sowohl untereinander als mit denen ler umgebenden Scheide, soweit die Untersuchungen reichen, fast überall und mmer in lückenloser Verbindung. Nur die Ausnahmen hiervon sind nicht elten, dass der Gefässtheil, zumal bei collateralen Bündeln an seinem innern lande, luftführende Intercellularräume zeigt und dass in der äusseren Region er Bündel secretführende Räume liegen. Vgl. Cap. XIII.

Nach der Anordnung von Gefäss- und Siebtheilen sind drei Hauptformen er Bündel zu unterscheiden, welche als die collateralen[1]), concentri-chen und radialen oder strahligen bezeichnet werden. Ein und dasselbe ündel kann an verschiedenen Orten seines Verlaufes aus der einen dieser For-nen in die andere übergehen (vgl. Fig. 147, 148).

1. Collaterale Gefässbündel.

§ 101. Collaterale Bündel sind mit seltenen Ausnahmen characteristisch ir Stamm und Laub der Phanerogamen; sodann für den Stamm der Equiseten, er Ophioglosseen, von Osmunda und Todea (?). Von Theilen aus der Kategorie er Wurzeln kommen sie nur den zu Knollen entwickelten von Dioscoreen). Batatas), Ophrydeen und vielleicht den Sedum-Arten aus der Verwandt-haft von S. Telephium zu. Vgl. p. 243.

Sie bestehen in den meisten und den gewöhnlichen Fällen aus einem Sieb-nd einem Gefässtheil, von denen jeder mit einer Fläche der Länge nach an n andern und mit dem übrigen Theil seiner Oberfläche an ungleichnamige mgebung grenzt. Eine besondere, als doppelt collateral oder bicollateral zu ezeichnende Unterform ist von der gewöhnlichen dadurch ausgezeichnet, dass vei Siebtheile gegenüberliegenden Seiten eines Gefässtheils anliegen. Sie illen zuletzt besprochen werden und zunächst nur von den einfach collatera-n die Rede sein.

Die Orientirung der collateralen Bündel ist in den gewöhnlichen Fällen, elche man die normalen nennen kann, immer diese, dass der Gefässtheil er Mitte, der Siebtheil der Peripherie des Gesammtkörpers, welchen sie ange-ören, zugekehrt ist. Man kann hiernach Innen und Aussen an dem Bündel all-emein bezeichnen, also den dem Siebtheil abgekehrten Rand den innern nen-en, die übrigen Seiten dann dem entsprechend. In dem Bündelring der

1) Russow, Vergl. Unters.

typisch-gebauten Dicotyledonen und Gymnospermen (p. 246) liegen in Folge der angegebenen Orientirung alle Gefässtheile in einer zunächst das Mark umgebenden Ringzone, alle Siebtheile in einer dieser concentrischen und aussen angrenzenden. Die erstere, sammt dem, was durch secundäre Neubildung später hinzukommt, wird herkömmlicher Weise als der Holzring, Holzkörper, die zweite als der Bast, Bastring, Bastzone oder die Innenrinde bezeichnet, beide Theile des Bündels sind hiernach der Holztheil und der Basttheil oder Rindentheil — Xylem und Phloëm[1]) genannt und die ursprünglich für die Dicotyledonen getroffene Bezeichnung auf die dem Bau nach gleichen Theile sämmtlicher Gefässbündel, ohne Rücksicht auf Anordnung und Orientirung, übertragen worden. Dieselbe Orientirung ist Regel auch für die Monocotyledonen-Stämme und für sämmtliche Blätter oder Blatttheile, in welchen die Bündel rings um eine bündelfreie Mitte gestellt sind. Wo dagegen die Bündel im Blatt oder Blatttheil eine andere als die soeben genannte Ringstellung haben, ist ihr Siebtheil der morphologisch untern, ihr Gefässtheil der obern Blattfläche zugekehrt; auf den Stamm bei aufgerichtet gedachtem Blatte bezogen also die gleiche Orientirung wie in jenem vorhanden.

Ausnahmen von diesen Regeln sind für Dicotyledonen mit typischem einfachem Bündelring nicht bekannt, es sei denn, dass vielleicht bei Strychnos-Arten eine solche vorkäme; vgl. Cap. XVI. In Stämmen, Blattstielen und Blattrippen mit mehreren concentrischen Bündelringen oder im Querschnitt zerstreuten Bündeln kommen sie allerdings vor, jedoch selten; sehr selten ferner in der Lamina flacher Blätter.

An den erstgenannten Orten haben genau die umgekehrte Orientirung wie im normalen Falle bestimmte Bündel im Stamme von Nelumbium (Fig. 11[illegible] p. 264), nämlich die des Kreises 3 und 5 der mittleren Ordnung; ferner die markständigen Bündel im Stamme der p. 263 genannten Aralien; die 4 Rindenbündel im Internodium von Calycanthus; die des mittleren der drei concentrischen Bündelkreise im Blattstiele der Linden[2]) u. a. m.

Unregelmässig orientirt, d. h. mit den beiden Theilen weder genau nach aussen noch nach innen sehend, sind viele auf dem Querschnitt zerstreute Bündel in Stämmen und Blattstielen. Zumal solche, welche anastomosiren oder verzweigt sind, zeigen oft Drehungen, welche sie aus der normalen Orientirung gleichsam ablenken, nahe den Verzweigungs- resp. Vereinigungsorten. Beispiele hierfür finden sich in vielen Blattstielen, z. B. Aralia japonica, Aroideen, im Marke von Silaus und anderen p. 263 genannten Umbelliferen; im Innern der Stämme von Aroideen und Pandaneen (vgl. p. 278).

In den Blättern von Typha und Agave americana (p. 317) sind die durch die chlorophyllfreie Mittelschicht verlaufenden Bündel sämmtlich mit dem Gefässtheil nach der Oberseite gewendet; bei den beiderseits an dem Chlorophyllparenchym liegenden sieht der Gefässtheil nach der Blattmitte. Von den in einer Ebene liegenden Längsbündeln in der Blattlamina von Dracaena reflexa ist das mediane normal orientirt, alle übrigen mit dem Gefässtheile diesem, mit dem Siebtheile dem Blattrande zugewendet.

---

1) Nägeli, Beitr. I. 2) Vgl. Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 381.

Die Gesammtform des Querschnitts collateraler Bündel ist in der Regel rund oder oblong; in letzterem Falle geht der grössere Durchmesser in der Regel durch die Mitte des Aussen- und Innenrandes. In manchen Monocotyledonen-Stengeln und Blättern geht diese nach verschiedenen Querschnittsradien ungleiche Ausdehnung bis zur starken Abplattung des Bündels von den Seiten her; z. B. Blätter von Scitamineen, Asphodelus luteus, Hemerocallis, Hyacinthus, Pandanus, Laubstengel von Canna u. a. Andere Gestalten sind selten; so der hufeisenförmige Querschnitt der Bündel im Stamme von Osmunda (Fig. 128, p. 290), der ringförmige im Stamme von Botrychium (p. 295) und in den Stielen und Rippen mancher Dicotyledonenblätter, wie denen von Eriobotrya japonica, Veronica speciosa [1], dem Blattstielpolster von Mimosa pudica u. a. In diesen letzteren Fällen ist immer der innere Rand des Ringes nicht nur der Orientirung, sondern auch dem Bau nach der innere des Bündels.

Abgesehen von diesen ringförmigen Bündeln, und abgesehen von den weiter unten zu besprechenden Vereinigungsstellen mehrerer, bildet sowohl das ganze collaterale Bündel als jeder seiner beiden Theile einen annähernd, wenn auch niemals genau monosymmetrischen Körper, dessen Symmetrieebene durch die Mitte des Aussen- und Innenrandes geht. Auch die Anordnung der Elemente in dem Bündel stimmt mit dieser ohngefähren Monosymmetrie überein, wie unten dargestellt werden wird.

Die Zahl der Elemente in einem jeden Theile und die daraus sich ergebende tärke des Bündels ist nach den Einzelfällen äusserst verschieden: viele saftige, rautige Pflanzen, zumal Monocotyledonen, Wasser- und Sumpfbewohner haben ur eine Gruppe von wenigen — 3—6 Tracheen und einen auf gegen 20 oder eniger Elemente beschränkten Siebtheil; in den Stengeln und Blattstielen ieler Aroideen sinkt die Zahl der Tracheen mancher Bündel auf 2 und 1 [2]; ärkere Bündel monocotyler Pflanzen und vor allem die starken Bündel der oen genannten Filices und der Blätter von dicotyledonen Landpflanzen weisen ıdrerseits sehr hohe Ziffern auf. Es liegt a priori nahe, ein bestimmtes Verhältss zu vermuthen zwischen der Grösse der Bündel, zumal ihres Gefässtheils, und rer Zahl, und bestimmte Beziehungen beider zu der Grösse der verdunsten- n und assimilirenden Laubfläche sowohl wie zu der Stärke der Bewurzelung ıd der Anordnung der Wurzeln. Eine Menge theils hier, theils in §§ 61—71 gegebene und im Cap. XIV noch zu betrachtende Thatsachen weisen auf rgleichen Verhältnisse hin. Die Vergleichung nächstverwandter, einerseits asser, andrerseits Land bewohnender Arten weist bei jenen eine erhebh geringere Ausbildung der Bündel nach — vgl. z. B. Fig. 153 und 154 ., welch letztere bis zum gänzlichen Schwinden des Gefässtheils gehen nn. Um jedoch allgemeine, für mehr als einzelne Erscheinungen gültige Reltate zu erhalten, fehlt es noch an der ausreichenden Grundlage, so dass er auf die auf der Hand liegenden Verhältnisse nur hingewiesen, aber nicht her eingegangen werden kann.

Der Bau beider Theile des Bündels, soweit er durch die Zusammenstellung r Gewebearten und ihre in früheren Capiteln besprochenen Eigenschaften

1) Areschoug, Om bladets inre byggnad. Lund's Univ. Arskrift, Tom. IV.
2) Vgl. van Tieghem, Struct. des Aroidées, l. c.

zu Stande kommt, soll für die Osmundaceen und Marattiaceen unten bei den concentrischen Farnbündeln (§ 106) noch erwähnt werden. Bei den übrigen collateralen Bündeln, zumal der Phanerogamen wird, wenn dieselben aus mehr als ein paar Elementen bestehen,

a) der Gefässtheil aus Tracheen und (parenchymatischen) Zellen aufgebaut. An seinem Innenrand liegt eine kleine Zahl enger, spiral- oder ringfaseriger Tracheen, welche bei der Differenzirung der Gewebe zuerst entstehen, also Erstlinge zu nennen sind (Protoxylem Russow's). Aus den p. 161 angegebenen Ursachen sind es vornehmlich diese Erstlinge, in welchen bei der erwachsenen Pflanze die Spiralfasern steil gewunden oder ganz verzerrt, die Ringe weit und oft unregelmässig auseinander gerückt sind. Nicht selten werden die Erstlinge selbst durch die Dehnung ihrer Umgebung zusammengedrückt und streckenweise augenscheinlich zerstört. Bei den Coniferen, Equiseten, Ophioglosseen sind die Erstlinge Tracheiden; von den oben, p. 172, als der Gefässe überhaupt entbehrend genannten Pflanzen oder Theilen mag das Gleiche gelten. In den übrigen Fällen werden sie, meist jedenfalls mit Recht als Gefässe bezeichnet. Genauere Untersuchungen über diese im Grunde wenig wesentliche Unterscheidung sind jedoch gerade für die Erstlingstracheen wenig angestellt werden. Aussen von den Erstlingen folgen weitere Tracheen und zwar je nach den einzelnen im Cap. IV, speciell § 40 angegebenen Fällen Tracheiden oder Gefässe[1]. Ihre Ausbildung erfolgt successive vom Innenrande des Bündels nach aussen fortschreitend und in der Regel wenn die Streckung des Gesammttheils, dem sie angehören, ihrem Ende nahe kommt. Ihre Wandverdickungen sind daher successive dichter gestellt: dichte Spiral- und Ringtracheen, Netz- und Tüpfeltracheen folgen successive und mit allmählichen Uebergängen, oder mit Ueberspringung einer oder der andern Zwischenform von innen nach aussen aufeinander. Für das Vorkommen der einzelnen Verdickungsformen lässt sich jedenfalls als Regel aufstellen, dass es bei den Monocotyledonen meist nur bis zur Ausbildung dichter Faserverdickungen kommt: Ring- und Spiralfasern, Netzfasern, unbehofte Tüpfel- oder Leiterflächen (p. 165, 170). Behofte Tüpfel resp. Leiterspalten kommen hier nur den collateralen Bündeln langlebiger und relativ langsam wachsender Stämme zu, wie denen vieler Palmen, von Arundo Donax, manchen Rhizomen. Für Stamm und Blätter solcher Dicotyledonen, welche kein secundäres Holz bilden, trifft das Gleiche häufig zu, doch finden sich hier, selbst bei relativ kurzlebigen Theilen, wie z. B. den Laubstengeln von Thalictrum flavum, aquilegifolium Ausnahmen. Bei der Mehrzahl der Dicotyledonen und Gymnospermen, welche secundäres Holz bilden, treten die Tracheen mit Hoftüpfeln im Stamme auf, wo sich jenes an die primären Bündel anschliesst (vgl. Cap. XIV), und kommen alsdann auch dem äussern Theile der die Blattstiele und Blätter durchziehenden Bündelstämme zu. Die Elemente dieses Theiles sind in manchen Fällen[2], zumal bei Coniferen, denen des secundären Holzes im Stamme überhaupt an Gestalt und Bau sehr ähnlich; doch ist diese ins Einzelne gehende Uebereinstimmung keineswegs allgemein verbreitet. —

1) Vgl. Details bei Caspary, l. c.
2) Vgl. Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 167, 393.

Mit der von innen nach aussen zu sich ändernden Wandstructur nimmt die Weite der Tracheen im Vergleich mit jener der Erstlinge zu; und zwar je nach den Einzelfällen allmählich oder sprungweise, stetig oder so, dass auf weitere wiederum engere folgen.

Bei sehr kleinen, nur ein paar Tracheen führenden Bündeln bilden jene eine weiterer Beschreibung nicht bedürftige, wenn auch nach Einzelfällen verschiedene Gruppe. Grössere, aus zahlreichen Elementen bestehende Bündelstämme zeigen dagegen sowohl in der Anordnung als in der successive sich ändernden Weite bemerkenswerthe Verschiedenheiten.

Die collerateralen Bündelstämme der meisten Dicotyledonen und Gymnospermen zeigen die Tracheen in von innen nach aussen laufende Reihen geordnet, welche seitlich einander berühren oder durch Reihen ungleichnamiger Elemente getrennt sind. Die Tracheen werden in jeder Reihe nach aussen zu allmählich weiter und erreichen bei stärkern Bündeln bald eine in der ganzen Region gleichbleibende Durchschnittsgrösse (Fig. 157, 158, 183). In den grossen Bündeln mancher Dicotyledonenblätter nimmt die Weite der Elemente erst successive zu und sinkt dann wieder auf eine weiter nach aussen gleich bleibende Durchschnittsgrösse, z. B. Blätter von Camellia, Ilex, Rosmarinus, Eucalyptus-Arten u. a. m. Die Differenz zwischen den engsten und den weitesten Elementen ist in allen diesen Fällen eine, zumal im Vergleich zu vielen Monocotyledonen mässige, sie beträgt das 2—3fache oder noch weniger; auch die absolute Grösse der Tracheen ist mässig, in den Blättern sind sie meist sehr eng, die durchschnittliche Weite der Tracheiden und Fasern des secundären Holzes bei weitem nicht erreichend. Vgl. die Grössenangaben im § 40 und Cap. XIV.

In den stärkern Bündeln der Monocotyledonen sind andere Verhältnisse Regel. In den meisten Fällen bilden hier die Tracheen im Querschnitt zwei Hauptreihen, welche wie die Schenkel eines V divergiren. In dem Schnittpunkte der beiden Schenkel oder nach innen von demselben liegen die Erstlinge; die Enden jener werden gewöhnlich von einer die Erstlinge an Weite vielmals übertreffenden Trachee mit dicht spiralfaseriger oder eng netzfaseriger Wand eingenommen, welche entweder das Ende einer continuirlichen oder unterbrochenen Reihe successive weiterer einnimmt, oder plötzlich, sprungweise auf viel engere folgt. In der Mitte zwischen beiden Schenkeln liegen entweder keine Gefässe, es kann hier selbst der ganze Siebtheil eingeschlossen sein, wie im Laubstengel von Asparagus[1], Tamus communis; oder die Mitte wird eingenommen und mehr oder minder ausgefüllt von einer Gruppe relativ enger, dicht netzförmiger oder getüpfelter Gefässe, wie z. B. bei Gräsern (Fig. 51) und diese Gruppe kann sich selbst über den äussern Rand der grossen Tracheen an den Enden der Schenkel ausbreiten (Fig. 147). In den oben erwähnten seitlich abgeplatteten Monocotyledonen-Bündeln liegen die Tracheen in einer unterbrochenen einfachen oder streckenweise mehrfachen, von innen nach aussen gehenden Reihe. In dieser pflegt auf einen oder wenige enge Erstlinge nach aussen eine einzelne oder wenige Tracheen von beträchtlicher Weite zu folgen, z. B. eine sehr grosse Spiraltracheide im Blattstiel von Musa[2]), Canna etc.; weiter nach aussen keine Tracheen mehr, z. B. im Blatte von Pan-

1) v. Mohl, l. c. Tab. G.

2) v. Mohl, l. c. Tab. G, Fig. 3.

danus[1]), oder einige relativ sehr enge, z. B. Musa, Canna, Heliconia u. a. m. Auch die breiten, nicht seitlich abgeplatteten Bündel im Stamme mancher Palmen, zumal Calamus[2]), zeigen das gleiche Verhalten; bei Calamus folgt auf einige enge Spiralgefässe ein einziges colossal weites Tüpfelgefäss (vgl. p. 176). weiter nach aussen keine anderen.

Die angegebenen Erscheinungen verursachen den charakteristischen, zumal im Querschnitt hervortretenden Habitus der meisten Monocotyledonen-Bündel. Sie kommen auch solchen Angehörigen dieser Classe zu, welche sich, wie die Dioscoreen, bezüglich der Anordnung der Bündel abweichend von den übrigen verhalten (vgl. p. 286). Sie sind jedoch einerseits weder auf Monocotyledonen beschränkt, indem die Bündel bei Ranunculus- und besonders Thalictrum-Arten der für Monocotylen erstbeschriebenen, die von Nelumbium der zweiten Form angehören oder sich nahe anschliessen; noch kommen sie selbst in den Monocotyledonenfamilien, in welchen sie vorherrschen, allgemein verbreitet vor. Der Querschnitt durch die Bündelstämme im Laubstengel von Fritillaria imperialis, im Blatte von Phormium tenax[3]) z. B. zeigt eine (nach aussen verbreiterte) dreieckige Gruppe mässig weiter und nach aussen zu wenig an Grösse zunehmender Tracheen von der regulären Beschaffenheit resp. Succession der Wandstructur. Die stärkeren Bündelstämme im Blatte von Yucca filamentosa — von welchen die schwächern nur durch Zahl und Grösse der Elemente verschieden sind — zeigen einen starken, im Querschnitt breit dreieckigen Gefässtheil, in welchem auf die Erstlinge eine ebenfalls breit dreieckige Gruppe mässig und untereinander ziemlich gleich weiter Spiralgefässe mit eng gewundener Faser folgt. Aussen schliesst sich an diese Gruppe unmittelbar an eine aus ohngefähr 4 Querreihen lückenlos verbundener engerer Netz- und Tüpfelgefässe bestehende Zone, welche anderseits an den Siebtheil grenzt. —

Die unten noch zu besprechenden Bündel der Equiseten stimmen in der Anordnung ihrer Tracheen mit den zweischenkeligen der Monocotyledonen im Wesentlichen überein. —

Die Anordnung der parenchymatischen Zellen des Gefässtheils ergibt sich zum grössten Theil aus der für die Tracheen angegebenen. Bei den Bündeln mit vielreihigen Tracheen bilden sie zwischen diese eingeschobene ähnliche Reihen von der Gestalt schmaler, langer Markstrahlen, um welche die Tracheenzüge der Länge nach leicht undulirt verlaufen, abwechselnd sich von einander entfernend und an den Enden der Zellreihen einander berührend. Bei den Monocotylen-Bündeln mit minder regelmässiger Reihenordnung bilden sie zwischen den Tracheen einzelne Längsreihen oder verschieden gestaltete Gruppen. Die Zellen selbst sind in verschiedenem Grade längsgestreckt, mit horizontalen oder schrägen Enden, ihre Wände zart oder erheblich verdickt und verholzt; in letzterem Falle ist ihre Unterscheidung von Tracheiden oft schwierig.

b) Der Siebtheil der collateralen Bündel besteht aus Siebröhren und aus zartwandigen, gestreckt prismatischen Zellen, für welche Nägeli's Bezeich-

1) v. Meyen, Phytotomie, Taf. VIII.
2) v. Mohl, l. c. Tab D, F.
3) v. Mohl, l. c. Tab. G.

nung Cambiformzellen zu reserviren ist. Hinsichtlich des specielleren Baues sind drei, nicht gleichmässig bekannte Fälle auseinander zu halten.

1. Bei den genauer untersuchten Monocotyledonen (z. B. Gräsern, Fig. 150, welchen sich auch die Equiseten anzuschliessen scheinen) und nicht minder bei sehr vielen Dicotyledonen: Ranunculaceen, Umbelliferen (Foeniculum u. a.), Vitis, Aristolochia, auch Cucurbita u. a. m. zeigt der Querschnitt des Siebtheils die seit Moldenhawer und Mohl's Palmenanatomie bekannten zweierlei Maschen: weitere, polygonale, die Querdurchschnitte der Siebröhren, und engere, quadratische oder rechteckige, oder manchmal schmal und schief viereckige, die Querschnitte der Cambiformzellen. Letztere stehen zwischen den Siebröhren einzeln, in verschieden regelmässiger Vertheilung, derart, dass durchschnittlich jede Siebröhre mit einem Theil ihrer Seitenwände an eine andere, mit einem anderen Theil an eine Cambiformzelle grenzt. Der Länge nach verfolgt, bilden die Cambiformzellen zwischen den Siebröhren diesen parallele Reihen. Sie sind, einzeln betrachtet, in der Regel kürzer, selten so lang wie die Siebröhrenglieder. Sowohl nach der Anordnung auf dem Querschnitt als bei Verfolgung in der Längsrichtung hat es vielfach den Anschein, als ob die Cambiformzellen mit den Siebröhrengliedern aus einer Mutterzelle entständen, derart, dass sich diese der Länge nach theilt in eine zum Siebröhrengliede werdende Tochterzelle und eine andere, welche entweder ungetheilt zur Cambiformzelle oder durch Querwände in mehrere dieser getheilt wird [1]. Doch sind hierüber noch genauere Untersuchungen anzustellen. Die Cambiformzellen haben zarte unverholzte Cellulosewände und feinkörnigen Protoplasmakörper mit längsgestrecktem Zellkern. Ueber den Bau der Siebröhren ist dem im V. Capitel Gesagten hier nichts hinzuzufügen.

2. Bei manchen, vielleicht zahlreichen Dicotyledonen, z. B. im Blattstiel von Olea europaea (Fig. 156), im Stengel von Lobelia-Arten, Crassulaceen, Cacteen [2], manchen, zumal succulenten Euphorbien wie E. Caput Medusae zeigt der Querschnitt des Siebtheils zwischen weiteren zartwandigen Elementen zahlreiche oder spärliche Gruppen viel engerer, die einzelne Gruppe nach Grösse und Anordnung manchmal den Anschein gewährend, als sei sie aus der Längstheilung eines der weiten Elemente hervorgegangen. Soweit die Untersuchungen reichen, sind hier die engen Elemente Siebröhren oder solche nebst engen Cambiformzellen; die weiten sind Zellen, mag man dieselben Cambiform oder einfach Parenchym nennen. Eingehendere und ausgedehntere Untersuchungen über diese gewöhnlich mit dem Namen Cambiform oder Weichbast kurz abgefertigten Elemente fehlen. In den oben mehrerwähnten starken Bündeln dicotyler Blattstiele und Rippen setzen sich die markstrahlartigen Parenchymreihen aus dem Gefässtheil direct nach aussen in den Siebtheil fort, in diesen zwischen im Querschnitt unregelmässig engmaschigen, ohne Zweifel die Siebröhren enthaltenden Gewebestreifen verlaufend.

3. In den primären Bündeln der Coniferen, speciell der Blätter, wo der im Stamme bald hinzutretende secundäre Zuwachs nicht stört, auch in den grossen Bündeln des Blattes von Welwitschia, zeigt der Querschnitt des Sieb-

1) Vgl. Vöchting, Melastomeen, p. 16.
2) Vgl. Vöchting, Rhipsalideen, l. c. Tab. 52.

theils regelmässige Reihen gleichartiger Elemente, mit weichen, sehr stark quellbaren Membranen. Sie sind theils allein vorhanden (Fig. 63, 157), theils läuft zwischen ihren Reihen hie und da eine einzelne aus relativ grossen Parenchymzellen bestehende, z. B. im Blatte von Dammara alba. Die Gesammtgestalt jener regelmässig gereihten weichen Elemente ist langgestreckt prismatisch. In wie weit sie Siebröhren oder Cambiformzellen sind, ist unentschieden. —

Die Ausbildung der Elemente des Siebtheils collateraler Bündel beginnt an dem Aussenrand und schreitet gegen den Gefässtheil zu fort, also in umgekehrtem Sinne wie in diesem, centripetal, wenn sie in letzterem centrifugale Richtung einhält. In der Mitte des Bündels, an der Grenze zwischen beiden Theilen, kann noch lebhafte Meristemtheilung sein, wenn die Elemente des Aussen- und Innenrands fertig differenzirt sind.

Die äussersten, erstentwickelten Elemente des Siebtheils (Protophloem Russow's) sind von den folgenden oft ausgezeichnet durch geringere Weite und dickere, anscheinend gelatinöse Wände; ihrer Qualität nach sind sie jedoch in den hier in Rede stehenden, genauerer Untersuchung zugänglichen Fällen theils Siebröhren, theils Cambiformzellen. In stärkern Bündeln werden sie, in Folge der Dehnung ihrer Umgebung, nicht selten von innen nach aussen zusammengedrückt, unter anscheinender Quellung ihrer Wände und bis zur Obliteration ihrer Lumina — eine Erscheinung, welche an den alten Siebröhren und Cambiformzellen im secundären Baste weit ausgiebiger eintritt (vgl. Cap. XV).

Die Grenze zwischen Sieb- und Gefässtheil ist durch den Contrast zwischen den einerseits zarten und unverholzten und andrerseits characteristisch verdickten und verholzten Membranen in den meisten Fällen im allgemeinen scharf gezeichnet. Die Elemente, welche sie auf der Seite des Siebtheils bilden, haben wohl immer die Eigenschaften von Cambiformzellen, es ist nicht bekannt, dass eine Siebröhre direct an eine Trachee grenzt. In den starken Bündeln der weitaus meisten Dicotyledonen bleiben auf dieser Grenzfläche die Zellen lange theilungsfähig und ihre Theilungen erfolgen, wenn in der Peripherie die Gewebedifferenzirung einmal begonnen hat, vorwiegend in tangentialer, dem Aussenrande paralleler Richtung. Die Grenze ist durch die hiernach bestimmte radiale und tangentiale Reihung der Zellen in der bezeichneten Zone auch dann ziemlich scharf bestimmt, wenn die Theilung thatsächlich früh erlischt. Bei den Dicotyledonen- und Gymnospermen-Stämmen mit secundärem Dickenzuwachs verbleibt die Theilungsfähigkeit jener Grenzzone, diese wird ein Theil, resp. ein Ausgangspunkt des Cambiumrings (Cap. XIV). Bei den übrigen Bündeln findet das Erlöschen der Theilungen mit der gesammten Gewebedifferenzirung in jedem Querabschnitt frühzeitig statt und in dem Maasse als dies geschieht ist die radial gereihte Grenzschicht undeutlich. Es ist daher auch, zumal bei Monocotyledonen, um so weniger möglich, eine überall scharfe Grenze zwischen Sieb- und Gefässtheil festzustellen, je weniger zahlreich und dicht gestellt die verholzten Elemente in letzterem sind.

Der vorstehend angewendete Namen Cambiform ist zuerst von Nägeli (Beitr. I. p. 4) angewendet worden. Für den aus zartwandigen, längsgestreckten und eine Zeit lang in Längstheilung begriffenen Meristemstrang, aus welchem sich ein Gefässbündel ausbildet, gebraucht Nägeli den überkommenen, allerdings vieldeutigen Namen Cambium, welche

Sachs neuerdings durch Procambium ersetzt hat. Das aus jenem Cambium hervorgegangene und in Dauerzustand getretene Gewebe des Siebtheils, dessen Elemente denen jenes Cambiums durch ihre gestreckte Form und ihre Zartwandigkeit derart ähnlich sind, dass sie von Früheren geradezu mit ihnen identificirt wurden, nennt Nägeli nun insgesammt das Cambiform, d. h. cambiumähnliche. Die derzeitigen Kenntnisse ergeben die Nothwendigkeit, die Siebröhren als distincte Gewebeart aus dem Nägeli'schen Cambiform auszuscheiden. Der einmal vorhandene Name bleibt daher übrig für ihre characteristischen Begleiter und kann auf diese um so mehr angewendet werden, als er selbst seinem Wortlaute nach für sie auch dann grossentheils passt, wenn dem Worte Cambium seine unten, im XIV. Capitel zu bezeichnende ursprüngliche und von der oben genannten verschiedene Bedeutung wiedergegeben wird.

Der Bau des Siebtheils der collateralen Gefässbündelstämme wurde in vorstehenden Paragraphen dargestellt zunächst auf Grund der zur Zeit zahlreich vorliegenden Untersuchungen an solchen Objecten, bei welchen die Grösse der in Frage kommenden Gewebeelemente eine klare und sichere Einsicht gestattet. Es wurde auch schon sub 2. und 3. hervorgehoben, dass in bestimmten Fällen Verschiedenheiten von dem unter 1. beschriebenen Typus vorkommen und Zweifel über den Bau bestehen. Es gibt ausser jenen bestimmt characterisirten Fällen sehr viele andere, zumal kleinere Gefässbündel betreffende, für welche wir vom Bau des Siebtheils nicht mehr wissen als dass er aus zartwandigen engen und langgestreckten Elementen besteht, von deren genauer Untersuchung ihre Zartheit und Kleinheit und die bei der Präparation hinderliche Quellbarkeit ihrer Wände abschreckt. Wo es bisher gelungen ist, diese Schwierigkeiten zu überwinden, da hat sich der beschriebene Bau immer herausgestellt; von den mit relativ grossen, leicht übersichtlichen bis zu anderen mit äusserst zarten und schwierigen Elementen versehenen Fällen führt eine ununterbrochene Uebergangsreihe. Gründe, welche einen wesentlich andern Bau anzunehmen nöthigten, liegen nirgends vor. Ich glaube daher den beschriebenen Bau für alle hier in Rede stehenden Gefässbündelstämme um so mehr angeben zu sollen, als es ja, wie schon p. 191 bemerkt wurde, noch nicht lange her ist, dass man die grössten Siebröhren klar erkannte, und bezweifle nicht, dass fernere Untersuchungen, welche auf alle Fälle Noth thun, das Gesagte bestätigen werden.

In dem Gefässtheile mancher collateraler Bündel tritt ein dem Verlaufe des ganzen Bündels folgender Intercellulargang auf, und zwar entweder an oder in dem im übrigen persistirenden Gefässtheile, oder indem dieser zwar ursprünglich angelegt wird, die Tracheen aber bei der Streckung der Theile zerstört und rückgebildet werden.

Bei zahlreichen Monocotyledonen, den Equiseten und einigen dicotyledonen Wasserpflanzen wird an der von den Erstlingstracheen eingenommenen Innenseite des Bündels, durch peripherische Dehnung der umgebenden Zellen, also schizogen (p. 209) ein Gang gebildet, während die äussere Partie des Gefässtheils zu vollständiger Ausbildung kommt und persistirt. Die Trennung des ursprünglichen Gewebezusammenhangs geht an der Wand der Erstlingstracheen her, diese sitzen der Wand des Ganges an, können bei beträchtlicher Erweiterung desselben seitlich von einander entfernt werden, und da die Trennung meist vor vollendeter Streckung der Theile erfolgt, werden sie zugleich in der Längsrichtung verzerrt und bis auf die der Gangwand anhaftenden Verdickungsfasern zerstört. Häufig betrifft dieser Process Ringtracheen, deren Ringe alsdann bei starker Streckung auf weite Distanzen auseinander gerückt werden. Der Gang erreicht verschiedene, einerseits der eines mässigen Gefässes, andrerseits dem Querschnitt des ganzen persistirenden Theils gleichkommende Weite. Die bei seiner Bildung activen Zellen erfahren bei stärkerer Erweiterung, auf den Gang bezogen, radiale Theilungen und bleiben in der Regel zartwandig.

Der Inhalt dieser Gänge ist, mit Ausnahme einiger unten zu nennender submerser Pflanzen, Luft.

Sämmtliche collaterale Bündel der Equisetenstengel zeigen einen relativ weiten Gang an der Innenseite des Gefässtheils. Die gleiche Erscheinung findet sich sehr verbreitet in den Laubstengeln (Halmen) und Blättern zahlreicher Monocotyledonen, aber nicht in den Rhizomen derselben. So in den Stengeln von Hydrocharis, Butomus, Sagittaria, Alisma, Juncaceen, Xyris, Cyperaceen, Acorus Calamus, Leucojum, Commelineen (Tradescantia albiflora, zebrina, Lyonii)[1]). Wie die Namen angeben, sind die meisten dieser Pflanzen, aber nicht alle, Wasser- und Sumpfbewohner. Die Erscheinung kommt übrigens oft nicht allen Bündeln desselben Theils zu; die kleinen Bündel im Blatt und Scapus von Acorus Calamus haben z. B. keinen, die grösseren einen sehr weiten Gang; und ferner zeigen nahe verwandte und in der Lebensweise conforme Pflanzen, z. B. Gräser, Cyperaceen, Commelineen, vielfach verschiedenes Verhalten bezüglich der Weite des Gangs, seines Vorhandenseins oder Fehlens. — Von Dicotyledonen gehören hierher nur einige Wasserpflanzen, nämlich ausser den unten zu nennenden die Wasserranunkeln und Nelumbium. Beide haben einen Gang an der Innenseite der grössern Gefässbündel des Stammes, nicht der kleineren.

Bei einer Anzahl Wasserpflanzen geht der beschriebene Process bis zur vollständigen Zerstörung des ganzen Gefässtheils. Dieser wird in früher Jugend angelegt in Form weniger oder eines Bündels zahlreicher enger Ringtracheiden, welche mit der Streckung des Theiles sämmtlich sowohl seitlich von einander getrennt als auch der Länge nach zerrissen werden. Die unscheinbaren getrennten Ringe oder Ringstücke bleiben der Wand des Ganges anhaften, der meist stark entwickelte Siebtheil des Bündels persistirt allein. Der Inhalt dieser Gänge ist, soweit die Untersuchungen reichen, Wasser. Hierher gehören die Blattspurbündel der Internodien von Potamogeton natans und Verwandten — in den stammeigenen Bündeln derselben und in den Knoten persistiren die Tracheen —, die Bündel der Blatt- und Blüthenstiele der Nymphaea-, Nuphar-Arten, der Brasenia peltata[2]). In manchen Bündeln letztgenannter Pflanzen persistirt ein Theil der Gefässe, sie gehören also in die vorige Kategorie; in den Rhizomen derselben kommen keine Gefässbündelgänge vor. — Ueber die sich hier anschliessenden Erscheinungen in den nicht collateralen Bündeln anderer Wasserpflanzen vgl. § 110.

Eine von der beschriebenen einigermassen verschiedene Bildung von Gängen tritt in den Bündeln der Blüthenschäfte, Blattstiele und Blätter von Aroideen[3]) auf, zumal solchen mit eingeschlechtigen Blüthen, wie Colocasia, Caladium, Richardia. In dem Gefässtheil werden zwischen zarten, engen Zellen nur wenige Tracheiden gebildet, im Querschnitt 2—4; sie sind langgestreckt und Gefässen ähnlich zu Längsreihen übereinander gestellt. Eine von diesen Reihen wird, nach van Tieghem's Darstellung anscheinend passiv, zu einem weiten, von schmalen Zellen umringten Gange ausgedehnt unter streckenweisem Schwinden ihrer Wandverdickungen. Die sehr schrägen, faserig verdickten

1) Vgl. Frank, Beitr. l. c. p. 138.

2) Vgl. Caspary, Berlin. Monatsber. 1862, l. c. — Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. I, 151.

3) Duchartre, Recherches sur la Colocase, Ann. sc. nat. 4. Sér. XII. — Unger, Beitr. z. Physiol. d. Pfl. Wiener Acad. Sitzgsber. Bd. XXVIII, 111. — de la Rue, Bot. Ztg. 1864, 816. — van Tieghem, Struct. des Aroidées, l. c.

unperforirten?) Endflächen, mit welchen die Glieder aufeinandersitzen, persistiren; auf Querschnitten erscheint daher der Gang oft durch eine Scheidewand in 2 ungleiche Abschnitte getheilt. Die übrigen, theils innen theils aussen von den dilatirten gelegenen Tracheiden bleiben eng und zart, ring- oder spiralfaserig verdickt.

Die Gänge sind im Scapus und Blattstiel um so weiter, je mehr von der Peripherie entfernt, die äussersten Bündel haben an ihrer Stelle nur eine enge Tracheidenreihe. Sie gehen mit den Bündeln in die Lamina des Blattes bis in den dicken Strang, zu welchem sich dieselben in der Blattspitze vereinigen, hier zahlreich dicht neben einander liegend und die mehrfach beschriebenen, wasserführenden Canäle der Aroideenblätter darstellend. Sie werden auch in den Blättern von einigen nicht dilatirten Tracheidenreihen begleitet, an welche sich überall, auch im Stiele, quere Anastomosenästchen ansetzen.

Auf dieselbe Art, wie bei den Aroideen, kommt nach Frank[1]) in den stärkeren Bündeln des Blattes von Sparganium ramosum ein weiter Gang zu Stande. — Der Inhalt der Gänge ist Luft und wässerige Flüssigkeit, bei den Aroideen streckenweise auch gerbstoffreicher Milchsaft. Vgl. S. 196. —

Die **Scheiden** collateraler Bündel bestehen entweder aus einfachen Parenchymzellen oder, selten, aus der als Endodermis beschriebenen Form; oder endlich, wohl bei der Mehrzahl collateraler Bündelstämme, aus Strängen sklerenchymatischer oder collenchymatischer Fasern, welche die Bündel begleiten, sei es als ein das ganze Bündel rings umgebendes Rohr, sei es als Strang, welcher den Umfang des Bündels theilweise umgibt; selten alsdann ausschliesslich oder vorzugsweise den Gefässtheil, meistens den Siebtheil oder nur dessen Aussenrand. Diese Scheiden und begleitenden Stränge sind von dem Gefässbündel selbst zu sondern und in den folgenden Capiteln zu betrachten. Hier ist nur hervorzuheben, dass die aus Sklerenchymfasern bestehenden nicht selten unmittelbar an die Elemente des Bündels angrenzen, ihre eigenen Elemente selbst zwischen diese einschieben können, so dass die Abgrenzung, zumal auf Querschnitten, undeutlich, die Anordnung der specifischen Theile des Gefässbündels manchmal in eigenthümlicher Form beeinflusst wird.

Ein allmählicher Uebergang der Sklerenchymelemente der Scheide in die Zellen des Gefässtheils findet sehr häufig da statt, wo die letzteren mit stark verdickten und verholzenden Membranen versehen sind, z. B. bei derben Monocotyledonenbündeln (Fig. 150).

Gegen den Siebtheil ist die Sklerenchymscheide meistens sehr scharf abgegrenzt; dieser liegt als gleichförmig-zartwandige Gewebemasse zwischen ihr und dem Gefässtheile. Selten kommt es vor, dass auch hier das Sklerenchym der Scheide tief in den Siebtheil eindringt und sich fortsetzt bis zu den derbwandigen Zellen des Gefässtheils. In dem Stamme von Rhapis flabelliformis haben die meisten Bündel einen im Querschnitt etwa halbmondförmigen Siebtheil, welcher umgeben wird von einer dicken, ein nach aussen gewaltig vorspringendes Faserbündel bildenden Scheide; um den kleinen, aus wenigen Gefässen und diese umgebenden dickwandigen Zellen bestehenden Gefässtheil ist die Scheide schwach oder gar nicht entwickelt. An einzelnen der inneren Bündel geht von

1) Beitr. p. 127.

ihr aus ein etwa 3 Schichten starker leistenartiger Fortsatz bis zu den derbwandigen Zellen des Gefässtheils mitten durch den Siebtheil, diesen in zwei symmetrische Hälften spaltend. Weit auffallender tritt wesentlich die gleiche Erscheinung auf im Stamme von Calamus. Der Gefässtheil zeigt, wie schon p. 336 angegeben wurde, immer einige enge Spiralgefässe, aussen von diesen ein sehr grosses Tüpfelgefäss, rings um und zwischen denselben derbwandige längsgestreckte Zellen. Bei den kleineren peripherischen Bündeln liegt aussen von dem Tüpfelgefäss, umgeben von einer mächtigen um den Gefässtheil fortgesetzten Faserscheide der einfache, im Querschnitt halbmondförmige Siebtheil. Bei den meisten Bündeln ist dieser durch einen breiten, bis an das Tüpfelgefäss reichenden Fortsatz der Scheide in zwei rechts und links von dem Tüpfelgefäss gelegene Abschnitte getrennt, jeder von diesen besteht aus einigen, in eine dem Gefässumfang parallele Reihe gestellten, grossen Siebröhren (vgl. p. 183) mit den sie begleitenden Cambiformzellen. Auch diese Reihe kann abermals durch Sklerenchym unterbrochen sein, so dass einzelne Siebröhren mit ihren Begleitzellen isolirt in dem Scheidensklerenchym stehen. —

In dem erwachsenen Blatte von Pandanus-Arten scheint auf den ersten Blick auch in den starken Längsbündeln der Siebtheil ganz zu fehlen, ein starker, schmaler Sklerenchymfaserstrang an seiner Stelle unmittelbar an den Gefässtheil zu grenzen [1]). Genauere Untersuchung zeigt zwischen den Sklerenchymfasern einzelne Siebröhren. In jüngeren Bündeln sind sie leichter aufzufinden — vielleicht auch zahlreicher — es scheint, als ob hier wie in anderen Bündeln in der Jugend vorhandene Siebröhren später durch die angrenzenden Zellen verdrängt und unkenntlich gemacht würden, was noch zu untersuchen ist.

Da die dem Gefässbündel angehörigen und angrenzenden Theile thatsächlich im Zusammenhang miteinander zu betrachten sind, erscheint es zweckmässiger, einige auf collaterale Bündel bezügliche Abbildungen hier schliesslich zusammenzustellen und mit Bezugnahme auf die obigen Paragraphen zu erläutern, als dieselben den vorstehenden Darstellungen der einzelnen Theile einzuschalten.

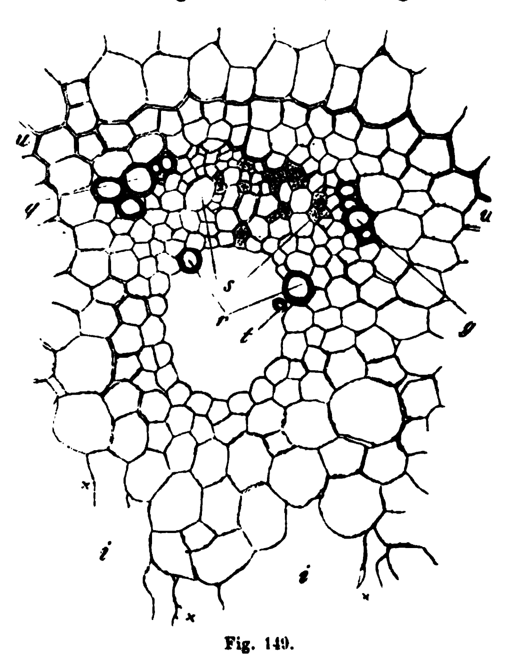


Fig. 149.

Fig. 149. Querschnitt durch ein erwachsenes Internodium von Equisetum palustre (145). *u* Endodermis *i* axiler Luftkanal, bei *x* Membranreste geschrumpfter Markzellen. In der Mitte ein von Parenchym, ohne distincte Scheide umgebenes Gefässbündel. Am Innenrande des Gefässtheils liegt ein weiter Intercellulargang, in welchem die Buchstaben *r*, *t*, *s* eingeschrieben sind. *t* ein der Wand anhaftendes Ringstück von der Membran einer grösstentheils zerstörten Erstlings-Tracheide. *r* persistente Ringtracheiden.

1) Vgl. Meyen, l. c. (p. 336). — v. Tieghem, Ann. sc. nat. 5e Sér. VI, 197.

g Gruppen der zuletzt ausgebildeten, ebenfalls bleibenden Ring- und Netztracheiden, von der Umgebung ausgezeichnet durch die Schattirung der Wände. *s* der Siebtheil; die weiteren Lumina in demselben gehören den Siebröhren an (vgl. p. 198), die engeren, zum Theil körnig punktirten den Cambiformzellen. Die doppelt contourirten Streifen an dem Aussenrande des Siebtheils, innen von der auf *u* folgenden Zellschicht deuten die collabirten Erstlinge des Siebtheils (Protophloem) an.

Fig. 150 und 151 stellen zwei Querschnitte durch ein Blattspurbündel von Zea Mais, an verschiedenen Orten seines Verlaufs, dar. — Fig. 150 (550), aus Sachs' Lehrbuch, aus

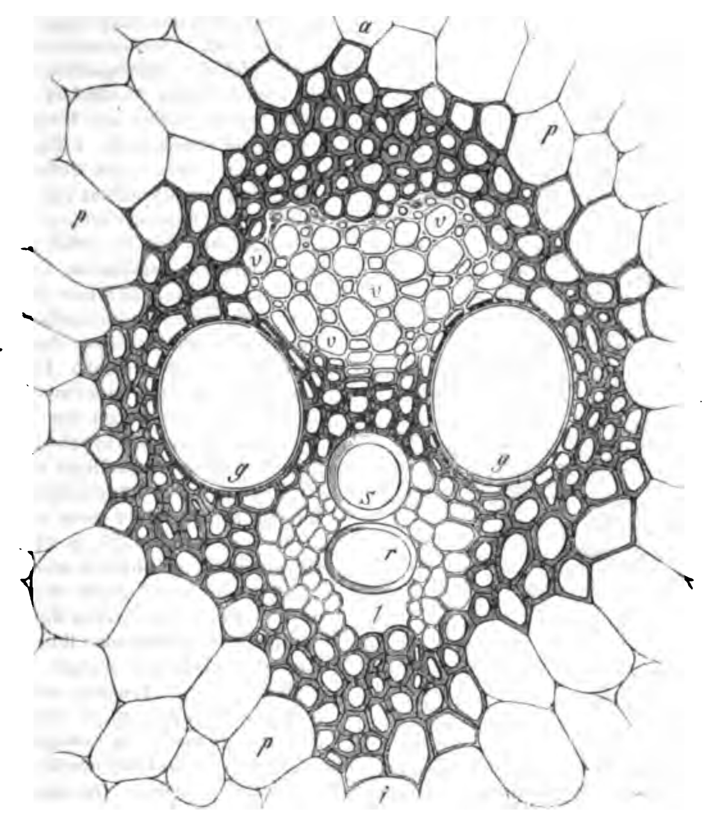


Fig. 150.

dem Stengel. *g*—*g*, *s*, *r*, *l* der Gefässtheil, *v* der Siebtheil. In letzterem bezeichnen *v*, *v* die Siebröhren, zwischen welchen die engeren Cambiformzellen regelmässig vertheilt stehen; im Aussenrande des Siebtheils seine engeren dickwandigen Erstlinge. Am Innenrande des Gefässtheils ein Intercellulargang, *l*, aussen begrenzt von dem Ring *r* eines durch die Längsstreckung theilweise zerstörten ersten Ringgefässes. *s* Spiralgefäss. *g*, *g* grosse (unbehoft) getüpfelte oder eng-netzförmige Gefässe. Zwischen dem Siebtheil und *s*, *g* und *g* eine quere Gruppe enger Tüpfelgefässe. Rings um das Bündel geht eine aus sklerotischen verholzten Elementen bestehende Scheide; *p*, *p*, aussen von dieser, dünnwandiges Parenchym. — *a* Aussenrand, *i* Innenrand des ganzen Stranges. — In der Blattlamina und dem obern Theile der Blattscheide sind die Bündel denen in Fig. 150 ähnlich, wenn auch durchschnittlich kleiner.

Fig. 151 (145) ist dagegen von der Durchtrittsstelle des Bündels durch den basalen Theil der Blattscheide einer jungen Pflanze. Das Bündel selbst, dessen Gefässgruppe bei *g*, ist in allen Theilen kleiner als das der vorigen Figur, im übrigen, wie ohne Erklärung

deutlich, diesem ähnlich, auch in Bezug auf die feineren, in der Abbildung nicht dargestellten Structurverhältnisse. Rings um das ganze Bündel geht aber hier eine einschichtige, aus zarten, im Querschnitt fast quadratischen Parenchymzellen bestehende Scheide. Aussen von dieser, und durch sie von dem Siebtheil getrennt, der dicke Collenchymstrang *sc*. — *st* ist die diesen und das Bündel umringende amylumreiche Parenchymschicht (Stärkeschicht, § 122), *e*—*e* die Epidermis der Aussenfläche. —

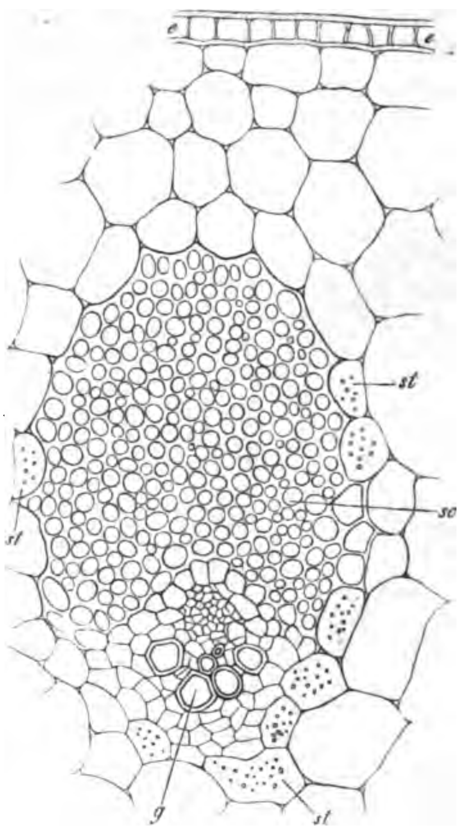


Fig. 151.

Fig. 152. Querschnitt durch ein Gefässbündel des Internodiums eines kriechenden Stengels (Ausläufers) von Ranunculus repens (225). *xx* Ring und Spiralgefässe am Innenrande. *t* Tüpfelgefässe in der äussern Region des Gefässtheils; zwischen und um dieselben zartwandige, gestreckte Parenchymzellen. *s* Siebtheil, die grösseren Maschen Siebröhren, die kleineren, theilweise punktirten, Cambiformzellen. An der Innengrenze des Siebtheils zarte gereihte Cambiformzellen. Das Bündel ist ausserhalb seiner durchweg zartwandigen peripherischen Elemente von einer derben Sklerenchymscheide umgeben, welche nur neben der Aussengrenze des Gefässtheils unterbrochen ist. Ausserhalb derselben grosszelliges dünnwandiges Parenchym. Der Längsschnitt durch das Bündel würde, nicht ganz genau median geführt, dem in Fig. 57, p. 164 von Saururus abgebildeten ähnlich sein.

Fig. 153 (225) stellt den Querschnitt durch eines der grösseren Bündel im Internodium von Ranunculus fluitans dar. Der Bau ist ähnlich der vorigen Species, aber einfacher. g_+ Trachee mit Ring- und lockeren Spiralfasern, an einen Intercellulargang grenzend, in welchen der Buchstabe eingeschrieben ist; *g* weitere Tracheen mit dicht-spiral- und mit netzfaseriger Wand. *s* fünf relativ grosse Siebröhren zwischen engen Cambiformzellen. Das ganze Bündel ist umgeben von engen, gestreckt prismatischen, unverholzte Cellulosewände zeigenden Zellen, welche nach aussen zu allmählich in grosszelliges amylumreiches Parenchym übergehen. Von der mit *u* bezeichneten ringsum gehenden Schicht blieb es zweifelhaft, ob sie an ihren auf das Bündel bezogenen, radialen Wänden eine Andeutung von Endodermstructur besitzt.

Fig. 154 und 155, vom fertig gestreckten hypocotylen Gliede von Ricinus communis, aus Sachs' Lehrbuch, stellen die bei Dicotyledonen vorwiegend häufige Form des Bündels mit radial gereihtem Gefässtheil dar, zugleich mit den Anfangsstadien des hier an die Bildung des primären Bündels sich unmittelbar anschliessenden secundären Dickenzuwachses. In dem Querschnitt Fig. 154 sind *g*, *t*, *t* die mit derbwandigen Zellreihen abwechselnden Gefässreihen, am innern Rande des Bündels mit den — durch die dicken, schattirten Wände kenntlichen — Erstlingen beginnend. *t* engere, *g* weitere Tüpfelgefässe. *y* Siebtheil, aus Siebröhren, Cambiform und zartem Parenchym bestehend, an seiner Aussengrenze, bei *b*, drei Sklerenchymfaserbündelchen. An der Grenze zwischen Gefäss- und Siebtheil hat durch tangentiale Zelltheilungen, die Bildung der Cambium- und secundären Zuwachszone (*c*, *c*) begonnen und sich von den Seiten des Gefässbündels aus über die (Markstrahl-) Parenchymzone *cb*, *cb* fortgesetzt; vgl. Cap. XIV. — *m* Parenchym des Marks, *r* der

Aussenrinde. Zwischen den die Buchstaben *b* und *r* enthaltenden Schichten die Stärkekörner führende Parenchymscheide (Stärkering, Cap. IX). Fig 155 ist der radiale Längsschnitt durch ein Bündel von dem Bau wie Fig. 154. Die Buchstaben *r*, *b*, *c*, *m* bezeichnen

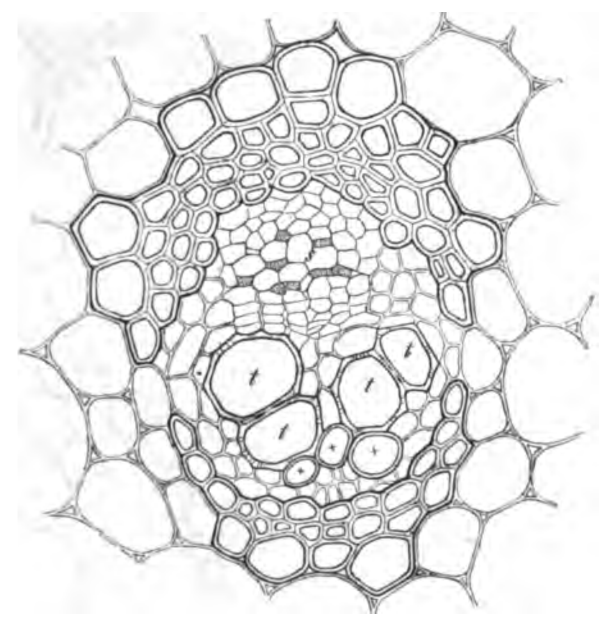


Fig. 152.

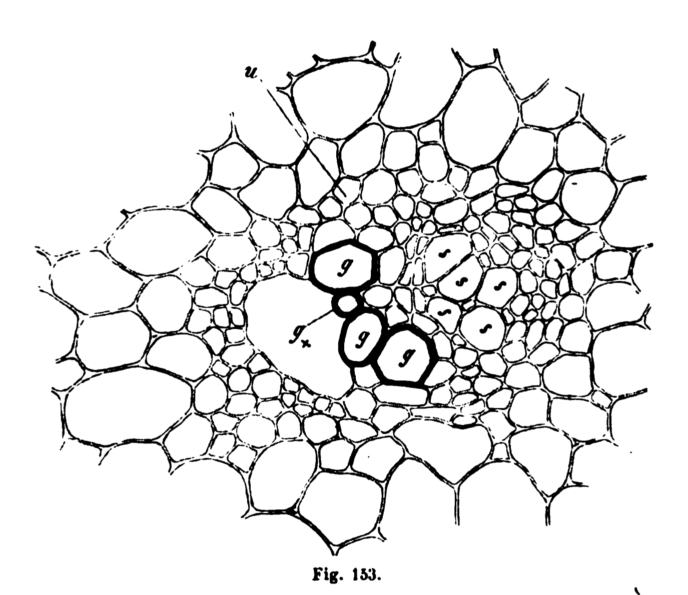


Fig. 153.

ieselben Dinge wie in voriger Figur. p Parenchymstreifen aus dem Siebtheile. *s* innerstes ngstes, *s'* weiteres Spiralgefäss, *l* Treppen-Netzgefäss, *t* fertiges (behoftes) Tüpfelgefäss,

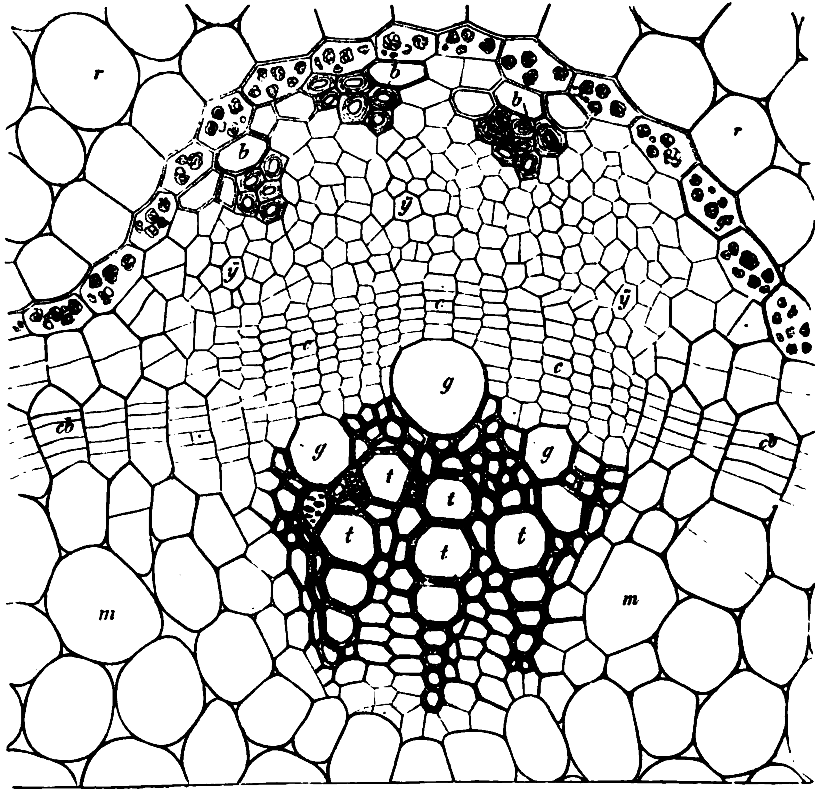


Fig. 154.

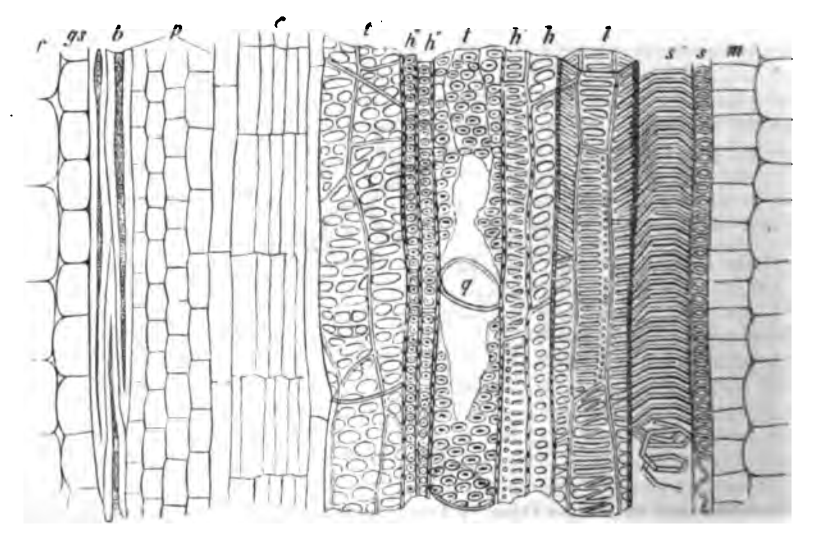


Fig. 155.

bei *q* die perforirte Querwand zwischen zwei Gliedern. *t'* ein Tüpfelgefäss noch unfertig, die Tüpfelhöfe noch nicht ausgebildet. *h*, *h'* dickwandige Zellen des Gefässtheils; auf der Wand von *t* und *t'* sind die Grenzen durchschnittener Zellen sichtbar. *h''*, *h'''* enge Tracheiden (?).

Fig. 156. Querschnitt durch das Gefässbündel im Blattmittelnerv von Olea europaea (375). *s—s* der Siebtheil, bestehend aus weiten (Parenchym?)-Zellen und zerstreuten Gruppen sehr enger Elemente — Siebröhren? vgl. p. 337. *f*, *f* Sklerenchymfasern, einen Gürtel um den Aussenrand des Siebtheils bildend und einzeln innen von dem Gefässtheil.

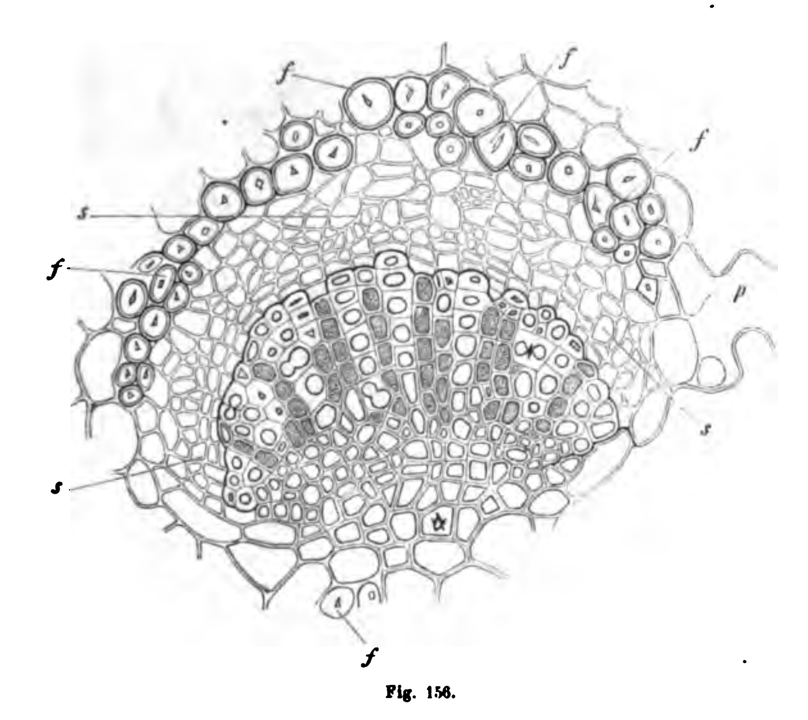


Fig. 156.

Innen an den Siebtheil grenzt der sehr derbe Gefässtheil, dessen Erstlinge am Innenrande nicht deutlich hervortreten, dessen grössere äussere Partie aus radialen Reihen von dickwandigen Tüpfel-Tracheen besteht, welche mit Parenchymstreifen abwechseln. Letztere sind durch die körnige Punktirung des Innenraums kenntlich gemacht. — *p* Parenchym.

Fig. 157. Querschnitt durch ein Gefässbündel im Blatte von Welwitschia mirabilis (145). *f* eine den Aussenrand des Siebtheils, *f'* die den Innenrand des Gefässtheils umringende lückenlose Zone sehr dickwandiger und langgestreckter Sklerenchymfasern. Innen von der Zone *f* folgt der im Querschnitt halbmondförmige Siebtheil, bestehend aus engen, radial gereihten, langgestreckten Elementen, deren Bau nicht sicher ermittelt werden konnte, und welche in der Figur nicht ganz genau gezeichnet sind, weil die starke Quellung der Membranen die Ausbreitung des Siebtheilquerschnitts in eine Fläche bei einem Präparat wie das abgebildete unmöglich macht. Der von der Faserscheide *f'* eingeschlossene innere Abschnitt des Gefässtheils besteht aus ziemlich weiten, gestreckt prismatischen, lückenlos verbundenen Zellen mit dicker, fast gelatinös weicher Membran, zwischen welche zahlreiche sehr enge, zusammengedrückte und verzerrte Spiral- und Ringtracheen mit dicker, verzerrter Faserverdickung eingesetzt sind: *sp*; sie stellen ohne Zweifel die Erstlinge des Bündels dar. Weiter nach aussen folgen dann die persistenten Tracheen, in ziemlich regelmässige, hie und da mit zarten Zellen abwechselnde Reihen gestellt, in diesen von Innen nach Aussen durchschnittlich an Weite zunehmend: zuerst Ring- und Spiraltracheen mit

dichter und sehr dicker Wandverdickung, dann Netz- und (bei *g*) grosse Tüpfelgefässe mi Hoftüpfeln und runder Querwandperforation. *t*, *t* sind die quer durchschnittenen Reih- netzfaseriger und getüpfelter Tracheiden, welche das Bündel umgeben und unten § 112 z beschreiben sind. Sie finden sich auch auf der rechten Seite der Figur und sind an de gekerbten Umriss kenntlich. — *p* Parenchym der Blatt-Mittelschicht, mit Andeutung de den Wänden eingelagerten kleinen Kalkoxalatkrystalle.

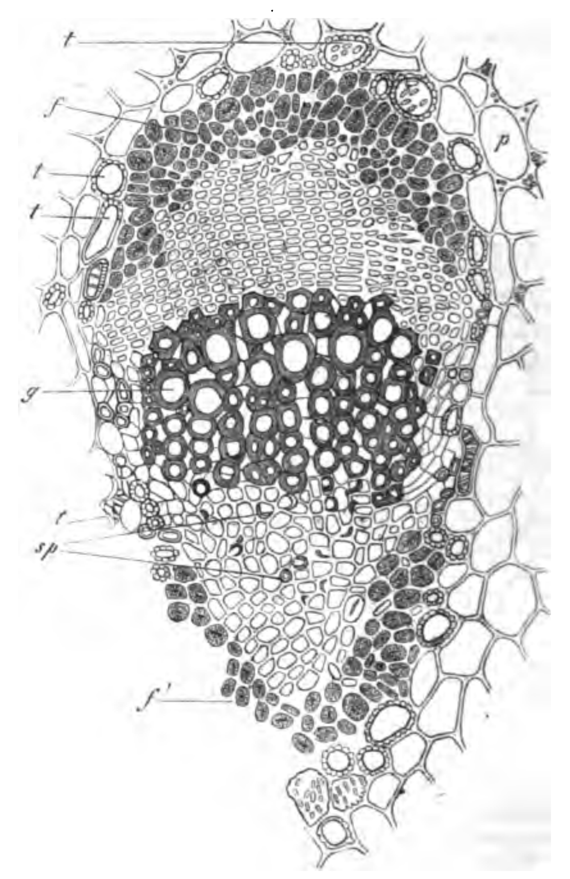


Fig. 157.

Von den typischen, einfach collateralen Bündeln sind durch die Anordnun und Entwicklung ihrer Theile verschieden die der Cycadeen- und Isoëtes- Blätter, welchen sich vielleicht die von Phylloglossum anschliessen.

Die Eigenthümlichkeit jener Bündel besteht, allgemein ausgedrückt, darin dass die wesentlichen Elemente des Gefässtheils die umgekehrte Stellung und Ausbildungsfolge wie in den typischen Fällen zeigen. Bei den erstgenannten Gewächsen kommt hierzu späteres Auftreten von Tracheiden an der Grenze des Siebtheils und, in manchen Fällen, paarige Vereinigung der Bündel.

Die Blattspurstränge der Cycadeen beginnen nach Mettenius [1]) im Stamme

1) Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. VII, 573.

als einfach collaterale, sie treten als solche in die scheidig verbreiterte Blattbasis aus, nehmen aber vor ihrem Eintritt in den Stiel der Laubblätter und in die Spitze der Schuppenblätter eine veränderte Structur an, welche sie in ihrem ganzen Verlaufe durch das Blatt behalten. In dem runden Querschnitt des Bündels (Fig. 158, 159) nimmt eine kleine Gruppe enger Spiraltracheiden (*sp*) – die Erstlinge des Gefässtheils — ohngefähr die Mitte ein. Von ihr aus geht

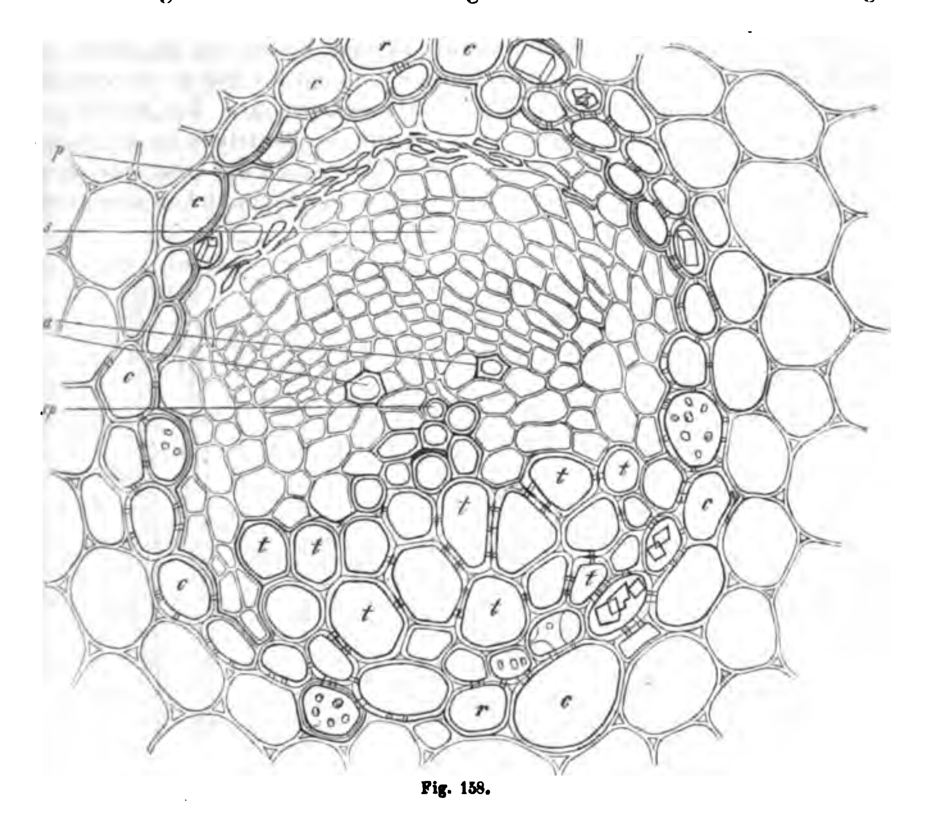


Fig. 158.

nach innen eine lückenlose Gruppe grosser prismatischer Tüpfel-Tracheiden (*t*) — der innere Abschnitt des Gefässtheils; — sie nimmt die ganze Innenseite des Bündels ein und hat im Querschnitt die Gestalt eines Kreisausschnitts mit dem Centrum bei den Erstlingstracheiden. Der übrige, nach aussen von dem beschriebenen gelegene Theil des Bündels ist der Hauptmasse nach aus dünnwandigen, in radiale Reihen geordneten Elementen gebildet: zunächst am Aussenrande mehrere durch zartes Parenchym getrennte concentrische Reihen von Siebröhren, (*s*), die äusserste, das Bündel begrenzende im erwachsenen Zustande in der öfters beschriebenen Weise zusammengedrückt und dick-

Fig. 158. Cycas revoluta. Petiolus von einem kleinen, einer jungen Pflanze angehörigen Laubblatt. Gefässbündel, Querschnitt (225). Erklärung im Texte. Die Spiraltracheide *sp* ist mit den innern Tüpfeltracheiden *t* mittelst eine Gruppe Ring- und Netztracheiden in Verbindung. In *c* hie und da Fragmente der grossen Kalkoxalatkrystalle.

wandiger als die übrigen, als ein schmales glänzendes Band (*p*) den Aussenrand umziehend — an der Grenze des Gefässtheils, soweit die Untersuchung reicht, nur prismatische Zellen, ohne Siebröhren. Zu diesen Theilen tritt zuletzt und in centrifugaler Entwicklungsfolge aussen von den Erstlingstracheiden ein äusserer Abschnitt des Gefässtheils: eine kleine Gruppe getüpfelter, in radiale unregelmässige Reihen geordneter Tracheiden (*a*), welche durch zartwandige Elemente von einander, von den Erstlings-Tracheiden und dem innern Abschnitt des Gefässtheils getrennt sind. In dem Maasse als die Bündel mit ihrem Verlaufe durchs Blatt dünner werden, nimmt die Stärke der einzelnen Abschnitte ab, am meisten der äussere des Gefässtheils. Die Bündel sind, wenigstens bei manchen Arten, im Querschnitte des Blattstiels im Allgemeinen in die Figur eines verkehrten, mit den Schenkeln nach der Oberseite stehenden Omega Ω geordnet. In der Einschnürung dieser Figur stehen sie entweder

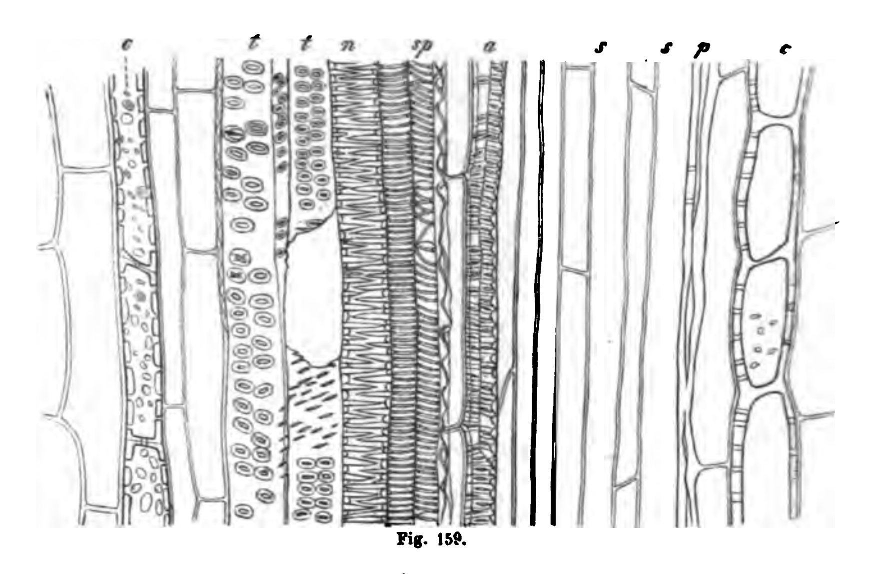


Fig. 159.

auseinander, die Einschnürung ist offen, oder sie sind hier einander paarweise genähert, die inneren Gefässabschnitte jedes Paares einander zugekehrt und die Treppengefässe beider in einer breiten Fläche in lückenloser Verbindung. Bei Zamia longifolia ist ein solches gepaartes Bündel etwa in der Mitte des Querschnitts vorhanden; bei Dioon etwa 6, eine zur Blattfläche senkrechte Reihe bildend[1]. Andere Zamia-Arten zeigen nach Mettenius weniger regelmässige Gruppirung der Bündel und ihrer Verbindungen.

Bei Cycas revoluta wird das Bündel umringt von einer nach aussen und

Fig. 159. Cycas revoluta (225). Längsschnitt durch ein ähnliches Bündel desselben Blattstiels in der Richtung *r*—*r* Fig. 158. Die Buchstaben bezeichnen das Gleiche wie in dieser. *n* schmalspaltige Netztracheide; die Faser der engsten (ersten) Spiraltracheide verzerrt.

1) Mettenius, l. c. p. 573, Taf. 1, Fig. 10.

nnen scharf begrenzten, dickwandig sklerotischen Scheide, welche aus kurzen, weiten, eckigen Elementen (*c*, *c*) mit getüpfelter oder eng-netzförmiger Wand md vielfach von grossen Kalkoxalatkrystallen erfülltem Innenraum besteht. Bei den anderen untersuchten Arten ist keine von dem umgebenden Parenchym charf unterschiedene Scheide vorhanden, höchstens stehen an dem Umfang der ündel einzelne der durch das ganze Gewebe zerstreuten Sklerenchymfasern.

Nach Russow[1]) schliessen sich die schwachen Blattbündel von Isoëtes hrem Bau nach an die der Cycadeen nahe an. Sie sind collateral und normal rientirt. Ihr Gefässtheil besteht aus engen prismatischen Parenchymzellen und inigen zwischen diesen stehenden engen Spiral- und Netztracheiden, deren rstlinge nach Russow an der Grenze des Siebtheils auftreten, während sich ie übrigen, dem Innenrande des Bündels näheren später ausbilden. Der Siebheil lässt innen zartwandige, prismatische Elemente, keine deutlichen Sieböhren, an der Aussengrenze dickwandige unterscheiden, welch letztere bei en landbewohnenden Arten die Eigenschaften derber Faserzellen annehmen. n der Grenze von Sieb- und Gefässtheil liegt bei den meisten Arten mitten n Bündel ein, bei I. Engelmanni meist drei longitudinale Intercellularkanäle, eren Entstehung unklar ist[2]). Die radialen Wände der diese Kanäle begrenenden Zellenschicht haben bei I. Engelmanni (Russow) und I. Durieui die Eienschaften der Radialwände der Endodermis. Im Umkreise des Bündels ist ine solche nicht vorhanden.

Im Anschluss an Isoëtes mag Phylloglossum erwähnt sein, weil die kurze eschreibung von Mettenius[3]) wenigstens die Uebereinstimmung ergibt, dass eine Gefässbündel nur wenige zarte Ring- und abrollbare Spiralfasertracheen enthalten. Der Siebtheil ist jedenfalls sehr unscheinbar, nach Mettenius ielfach geradezu gänzlich fehlend.

§ 103. Die oben als doppelt- oder bicollateral bezeichnete Form der ollateralen Bündel ist von den einfach collateralen ausgezeichnet dadurch, dass e zwei Siebtheile hat, einen wie bei diesen an dem Aussenrande, und inen zweiten an dem Innenrande des Gefässtheils gelegenen. In allen übrigen eziehungen stimmen sie mit den einfachen überein.

Als Typus dieser Bündelform sind zunächst die sämmtlichen Blattspurndel der Cucurbitaceen, und zwar aller untersuchten Arten, zu nennen.[4]) eide Siebtheile haben den (p. 337, sub 1.) beschriebenen typischen Bau und nd durch die Grösse der Siebröhren (Cap. V) besonders ausgezeichnet. Sie ehen manchmal durch einen schmalen, den Seitenrand des Bündels umsäuenden, einige Siebröhren enthaltenden Streifen in Verbindung, so dass in dien Fällen das Bündel streng genommen dem concentrischen Typus angehört. er Gefässtheil ist durchaus nach dem collateralen Typus gebaut: innen enge ing- und Spiralgefässe, nach aussen allmählich weitere Netzgefässe und endch sehr grosse, kurzgliedrige Tüpfelgefässe. Letztere werden umgeben von reiten Schichten theils langgestreckter Zellen mit dicker getüpfelter Wand,

---

1) l. c. p. 140, 155.
2) Vgl. A. Braun, Isoëtes-Arten d. Insel Sardinien. Monatsber. d. Berliner Acad. 1863.
3) Bot. Ztg. 1867, 99.
4) Vgl. Dippel, Mikroskop, p. 225. Bryonia.

theils kurzer Elemente mit wellig gebogenen, ineinander greifenden Oberflächen und rundmaschig netzförmiger Wandverdickung, von welchen Elementen noch zu untersuchen ist, ob und in wieweit sie vielleicht als Tracheiden zu bezeichnen sind.

Bicollateralen Bau haben die zum Ringe geordneten Blattspurbündel im Stamme vieler Dicotyledonen: Melastomaceen [1]), Cichoriaceen, Solanaceen, Asclepiadeen und Apocyneen, Strychnos, Daphne. Bei manchen derselben ist der innere Siebtheil soweit von dem übrigen Bündel getrennt, dass man ihn als gesonderten Siebröhrenstrang betrachten kann, bei anderen kommen gesonderte Siebröhrenstränge neben inneren Siebtheilen bicollateraler Bündel vor, z. B. Cichoriaceen, Solanum tuberosum, dulcamara; vgl. p. 242. Von den schon p. 2?? genannten Myrtaceen gehört Eucalyptus globulus bestimmt hierher. Alle untersuchten Arten von Eucalyptus, Metrosideros, Callistemon, Melaleuca, Myrtus haben auf der Innenseite der primären Bündel eine aus zarten engen Elementen bestehende Gewebegruppe, für welche, nach dem Befunde bei E. globulus, die gleiche Qualität wie für die bei dieser Pflanze vorhandene sehr wahrscheinlich ist. Es liegen jedoch noch keine genauen Untersuchungen derselben vor, und das Beispiel von Welwitschia (p. 348) zeigt, dass man mit der Beurtheilung anscheinend bicollateraler Bündel vorsichtig sein muss. Ueber das hier noch zu erwähnende Verhalten von Trapa vgl. § 105.

2. Concentrische Bündel.

§ 104. In den concentrischen Bündeln nimmt einer der beiden Theile die Mitte ein und wird von den andern rings umgeben.

Von den zwei hier möglichen Verhältnissen kommt das eine, dass nämlich der Siebtheil die Mitte bildet und vom Gefässtheile umringt wird, den untern im Stamme in der Peripherie des Bündelcylinders liegenden Enden der Blattspurbündel mancher — aber nicht aller — Monocotyledonen-Rhizome zu, z. B. Iris germanica, Cyperus aureus, Papyrus [2]), Carex arenaria [3]) (nicht aber z. B. C. disticha und C. hirta), Acorus calamus und A. gramineus [4]). Diese Form der Bündel entsteht allerdings aus collateralen, indem im Verlaufe dieser der Gefässtheil allmählich mehr und mehr von beiden Seiten her den Siebtheil umfasst, bis er ihn völlig einschliesst; einmal vorhanden, muss sie aber von der typisch collateralen unterschieden werden. Bau und Umgebung zeigen im übrigen keine allgemein gültigen Verschiedenheiten von den collateralen Bündeln. Die im Querschnitt runde Siebportion wird in der Regel von einem einfachen, selten mehrfachen Ringe netzförmiger oder Tüpfelgefässe und zwischen diese geschobener Parenchymzellen umgeben. Vgl. Fig. 148, p. 329.

§ 105. Der andere mögliche Fall, dass der Gefässtheil die Mitte einnimmt und an seiner ganzen Oberfläche vom Siebtheil umringt wird, findet sich bei einzelnen Dicotyledonen mit anomalem Bündelverlauf, vereinzelt bei Cycadeen.

---

1) Vöchting, l. c.
2) Link, Icones Anatomicae Tab. V, Fig. 1, 9, IX, Fig. 6.
3) Treviranus, Physiol. I, 195, Taf. III.
4) van Tieghem, l. c.

und ist charakteristisch für die gesammte Farngruppe mit wenigen, zum Theil schon oben genannten Ausnahmen.

Von Dicotyledonen seien zuerst genannt die mark- und rindenständigen Bündel der Melastomaceen [1]. Ihre Mitte wird eingenommen von wenigen engen Gefässen, welche zwischen zarte prismatische Zellen vertheilt sind, die gefässführende Gruppe von einem zarten, aus Siebröhren und Cambiform gebildeten Ringe umgeben. In schwachen Bündeln findet sich oft nur ein einziges enges Spiralgefäss und selbst dieses kann fehlen, so dass alsdann die p. 241 erwähnten Siebröhrenbündel auftreten.

Sodann gehören hierher, nach Reinke's Darstellung, die gesammten Bündel des Stammes der Gunnera-Arten, speciell G. scabra; ferner die des Stammes der Aurikeln (vgl. p. 262). Im Blatte der letztgenannten Pflanzen sind die Bündel collateral und von der für Dicotyledonen gewöhnlichen Reihenanordnung. Auch für die kleineren, wenngleich im Querschnitt fast kreisrunden Bündel des Stammes gilt die collaterale Ordnung: einerseits eine kleine Gruppe enger Erstlings-Spiraltracheen, weiter nach Aussen grössere Netzgefässe; andererseits der kleine Siebtheil, das Ganze von zarten, aussen durch die Endodermis begrenzten Zellen umgeben. Die grösseren Bündel des Stammes von Pr. Auricula zeigen dagegen concentrische Ordnung, die engen Erstlinge in der Mitte, die weiteren Gefässe, Siebtheil und Endodermis successive ringsum. Es ist einleuchtend, dass dieser Bau durch die häufigen Vereinigungen der kleineren collateralen Bündel zu Stande kommen mag.

Das erwähnte vereinzelte Vorkommen concentrischer Ordnung bei Cycadeen fand ich an einzelnen kleinen Bündeln im Blattstiel von Dioon: einen runden Gefässtheil, umgeben von einem radial gereihten Siebtheile.

Endlich ist hierher zu stellen der p. 287 beschriebene axile Strang in den Internodien mehrerer dicotyledonen Wasserpflanzen: Hippuris, Trapa (?) Callitriche, Bulliarda, Elatine, Hottonia, Myriophyllum. Er besteht im allgemeinen aus einem centralen Gefässtheil, welcher von einem Siebtheile rings umgeben wird, beide Theile meist mit reichlichem zartem Parenchym zwischen den wesentlichen Elementen. Die persistenten Gefässe sind bei Hippuris, Trapa, Hottonia, Elatine Alsinastrum in einen unterbrochenen Ring geordnet, welcher einen relativ starken Parenchymcylinder (»Mark«) umgibt. Der Siebtheil wird aussen von einer Endodermis begrenzt. In den Blättern dieser Pflanzen sind, vielleicht mit Ausnahme von Callitriche, die Bündel collateral und normal orientirt. Auch der axile Strang von Verhuellia (p. 288) scheint hierher zu gehören, wenngleich Schmitz von ihm nur ermitteln konnte, dass er besteht »aus einem Strang prosenchymatischer Zellen, in dessen Mitte ein einzelnes Spiralgefäss verläuft.« Mit Ausnahme der drei durch Sanio, Vöchting und Hegelmaier aufgeklärten, bedürfen die hierhergezogenen Fälle noch genauerer Untersuchung.

Bei Bulliarda aquatica wird nach Caspary's Beschreibung die Mitte des Stengels eingenommen von einem dünnen, cylindrischen, grossentheils aus gestreckten Zellen bestehenden Strange, in welchem, etwa mitten zwischen Peripherie und Centrum, zwei undeutlich gesonderte, zu den Blättern verlaufende Gruppen von Ring- und Spiralgefässen liegen. Bei Elatine Alsinastrum besteht der axile cylindrische Strang dauernd der

1) Sanio, Bot. Ztg. 1865, 179. — Vöchting. Melastomeen, l. c.

Hauptmasse nach aus langgestreckten Zellen; einige Zelllagen innerhalb seiner Peripherie tritt zuerst für jedes Blatt des nächsthöheren Wirtels ein Gefäss auf, welches im Knoten ins Blatt rechtwinklig ausbiegt — oder an welches sich, wenn man anders sagen will, hier die ins Blatt laufenden Gefässelemente ansetzen. Das Gefäss selbst erscheint als Fortsetzung eines der im nächstuntern Knoten ausgetretenen. Später bilden sich neben den ursprünglichen noch einzelne weitere aus, alle sind im Querschnitt in einen unregelmässigen Ring geordnet. In der Zone ausserhalb der Gefässe liegen Siebröhren. Axile Gefässe sind zu Anfang nicht vorhanden; nach den Blattspurgefässen aber treten deren 1—2 dauernd auf. Aehnlich scheint sich (nach sehr unvollständiger Untersuchung) Hottonia zu verhalten, abgesehen von den nach der Verschiedenheit der Blattanordnung selbstverständlichen Differenzen, und mit dem Unterschiede, dass axile Gefässe nicht vorkommen.

Der vielfach untersuchte axile Strang im Stengel von Hippuris[1]) zeigt, wie Sanio zuerst genauer darlegte, in der Jugend in seiner Mitte, zwischen zartwandigen prismatischen Zellen zerstreute, acropetal wachsende, stammeigene, ringförmig und spiralig verdickte Tracheen. Später als diese werden in der Peripherie des Stranges Gefässe gebildet, von denen sich die quer durch die Rinde in die Blätter gehenden Bündel abzweigen. Sie stehen in den Knoten miteinander in Verbindung und stellen im Querschnitt des Internodiums einen unregelmässig-mehrreihigen, vielfach unterbrochenen Ring dar, in welchem die Gefässe in centrifugaler, ihrer Entstehungsfolge entsprechender Richtung an Weite zunehmen. Ausserhalb des gefässführenden Ringes liegt ein mehrreihiger Ring prismatischer Zellen und zwischen diesen kleine Siebröhrenbündelchen, bestehend aus je einer, selten zwei Siebröhren[2], umgeben von einer Lage Cambiformzellen. Gefässe wie Siebröhren laufen im Internodium senkrecht und getrennt. Im Knoten anastomosiren die gleichnamigen Elemente mit einander und beiderlei Elemente treten, zum Gefässbündel vereinigt, ins Blatt. Die beschriebenen peripherischen Bestandtheile des Achsenstranges sind persistent. Die stammeignen axilen Trachealelemente beginnen mit dem ersten Auftreten der peripherischen zu schwinden und werden von den sie umgebenden prismatischen Zellen derart verdrängt, dass ein fertiger Strang innerhalb des peripherischen Gefässringes ein dichtes parenchymatisches »Mark« umschliesst.

In jedes der vielzählige Wirtel bildenden Blätter tritt ein Bündel aus, meist von den übrigen getrennt, nicht selten jedoch auch so, dass ein gemeinsamer Stamm vom Gefässcylinder des Stengels entspringt und sich dann, nach der Stengelperipherie zu, in 2 oder selbst 3 Blattstränge theilt. —

Im Stengel von Callitriche[3]) enthält der dünne, grossentheils aus zarten gestreckten prismatischen Zellen bestehende Achsenstrang in der Spitze ein den letzten gefässführenden Knoten weit überragendes axiles, acropetal wachsendes Ring- oder Spiralgefäss, dicht neben diesem tritt bald ein zweites (und drittes) auf. Die zwei ersten primordialen Gefässe stehen im Internodium den beiden opponirten Blättern des zugehörigen Knotens entsprechend; im Knoten zweigt sich von ihnen für jedes Blatt ein Bündelchen ab. Mit der Streckung der Internodien treten neben und etwas aussen von den primordialen 2—11 weitere Ring- oder Netzgefässe auf, welche in zwei unregelmässige Gruppen geordnet sind und persistiren, während die primordialen im Internodium bald verschwinden und durch einen axilen Intercellulargang, dessen Wand ihre Reste anhaften, ersetzt werden. Nachträglich kann dieser Gang durch Wucherung der an ihn grenzenden Zellen wieder erfüllt werden. Im Knoten fehlt der axile Gang zwischen den hier kurzen dicht gedrängten Gefässelementen. Rings um die Gefässgruppe geht eine schmale, aus wenigen Reihen enger Elemente bestehende, aussen von der Endodermis umgrenzte Siebzone.

Bei Trapa besteht in dem fertig gestreckten Internodium die weite Mitte des axilen Strangs aus lockerem, grosszelligem, von zahlreichen Längsluftgängen durchzogenem Parenchym; eine relativ schmale peripherische Ringzone aus zartwandigen prismatischen Zellen.

---

1) v. Mohl, Verm. Schr.; Palm. Structura Tab. g, Fig. 2. — Nägeli, Beitr. l. c. p. [illegible] — Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 191.

2) Von Russow wird die Siebröhrenqualität dieser Elemente bestritten, dieselben jedoch seinem Protophloem zugezählt.

3) Nägeli, l. c. — Hegelmaier, Monogr. d. Gattg. Callitriche. — Idem in Martius Flora brasiliensis Fasc. 67.

Zwischen diese sind in weiten Abständen grosse Gefässe in einen Kreis geordnet. Die Erstlinge dieser scheinen in die Blätter auszutreten, bei der definitiven Streckung des Internodiums aber verzerrt und undeutlich, grossentheils je durch einen Luftgang ersetzt zu werden. Die grossen persistenten Ringgefässe sind anscheinend späterer Entstehung. Ausserhalb und innerhalb des Gefässkreises fand Sanio[1]) einen Kreis zerstreuter Siebröhrenbündelchen, jedes dieser bestehend aus einer Siebröhre mit horizontalen Querwänden, umgeben von einer Lage Cambiform.

Myriophyllum spicatum[2]) hat in dem jungen, die Streckung beginnenden Internodium in der Mitte des Achsenstranges ein erst aus einem, dann aus 2—4 lückenlos aneinanderliegenden Spiralgefässen bestehendes axiles Bündel, welches stammeigen acropetal fortwächst und von dem aus in den Knoten zu den (in alternirende, meist 4gliedrige Wirtel geordneten) Blättern Zweige centrifugal auswachsen. Im Blatte sind die Gefässe mit einem kleinen Siebtheil zu einem collateralen Bündel vereinigt. Vom Knoten aus laufen die — histiologisch noch näher zu untersuchenden — 4 Siebbündel des Wirtels als Blattspur in der Peripherie des Achsenstrangs radial- und tangential-senkrecht abwärts. Jedes geht durch 2 Internodien und spaltet sich am dritten Knoten über einem der hier austretenden Blattbündel in zwei kurze stark divergirende Schenkel, deren jeder sich an das ihm nächste der vom zweiten Knoten herabkommenden Bündel anlegt. — Die Hauptmasse des Achsenstrangs besteht dauernd aus zartwandigen prismatischen Zellen. Mit vollendeter Streckung schwindet das axile Bündel von Spiralgefässen, während in seinem Umkreise derbe grössere, meist netzige Gefässe zerstreut und zu unregelmässigen Ringen geordnet auftreten. Auch die Zahl der peripherischen präsumptiven Siebröhren vermehrt sich im Alter, so dass die ursprüngliche Anordnung undeutlich werden kann.

§ 106. Die Gefässbündel im Stamme und Laube der Filices[3]) aus den Abtheilungen der Polypodiaceae, Cyatheaceae, Hymenophyllaceae, Gleicheniaceae, Schizaeaceae, Marattiaceae, denen sich die Selaginellae anschliessen, sind von mannichfacher Gestalt und Grösse; im Querschnitt kreisförmig, elliptisch, trapezoid bis band- oder plattenförmig, die breiten eben oder wellig oder rinnenförmig gefaltet oder mit eingebogenen Rändern; andere ring- oder röhrenförmig (z. B. Stamm von Marsiliaceen, Microlepia, Dennstaedtia etc. s. p. 295) oder eigenartige symmetrische Figuren bildend die einem X, V, U, Ω u. s. w. gleichen; die der Blätter denen des zugehörigen Stammes ähnlich oder sehr ungleich. Vgl. die Figuren 128—141. Ihr Bau ist ebenso übereinstimmend als von den meisten übrigen Bündelformen ausgezeichnet. Vgl. Fig. 160, 161.

Die Mitte wird von dem Gefässtheil eingenommen, welcher in seiner Gestalt der Gesammtform des Bündels gleich oder ähnlich oder in verschiedenem Grade ungleich ist; ersteres z. B. bei den ring- und bandförmigen Bündeln, auch bei den annähernd cylindrischen der Stämme; letzteres zumal in Blattstielen derart, dass die erwähnten symmetrischen Figuren allein, oder besonders ausgeprägt dem Gefässtheil zukommen und der Gesammtumriss einfacher ist. Jener kann selbst in einem Bündel in 2 symmetrische Gruppen gespalten sein, wie z. B. im Blattstiel von Aspidium molle, Polypodium phymatodes.

---

1) Bot. Ztg. 1865, p. 193.

2) Vöchting, Zur Histologie und Entwicklungsgesch. v. Myriophyllum. N. Act. Leop. XXVI, 1872.

3) v. Mohl, Structura filic. arborearum l. c. — Link, Icones selectae, Heft III u. IV. — Mettenius, Angiopteris, l. c. — Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, l. c. p. 117, 130 u. a. — Dippel, Verhandl. der Naturforscher-Versammlung zu Giessen (vgl. p. 189), u. Mikroskop 198 ff. — Trécul, Sur la position des trachées dans les fougères etc. Ann. sc. nat. 5. Sér. X, 344. T. XII, 219 ff. — Russow, Vergl. Untersuchungen. — Bezüglich der Gestalt der Bündel vgl. auch Presl, Reichardt in den p. 310 angeführten Arbeiten. —

Der Gefässtheil besteht seiner Hauptmasse nach aus weiten, langen, prismatisch-spindelförmigen Treppen-Tracheiden mit behoften Tüpfeln (vgl. p. 172); nur in seltenen Fällen aus Treppengefässen mit leiterförmig perforirten Scheidewänden (Pteris aquilina, p. 170). Zwischen oder seltner aussen an diesen liegen an bestimmten Punkten einige enge Spiral- und enge Treppentracheiden, die Erstlinge bei der Entstehung des Gefässtheils, von denen aus die Ausbildung der weiten Tracheiden anhebt und in Bezug auf jeden Ausgangspunkt centrifugal, in Bezug auf das ganze Bündel eventuell centripetal fortschreitet. Die Orte und die Zahl dieser Erstlingsgruppen in einem Bündel sind nach den Einzelfällen verschieden. In den kantigen, oder einseitig gestreckten Querschnitt zeigenden Bündeln liegt eine an oder nahe bei jeder Kante oder bei jedem Ende des grössern Querschnittsdurchmessers; so bei den platten Bündeln im Stamm der meisten Selaginellen (Vgl. Fig. 131, p. 293), wo sie in den Kanten selbst liegen und sich in die hier angesetzten Blattstränge (vgl. p. 293) fortsetzen; in den bandförmigen oder symmetrisch mehrstrahligen Blattstielbündeln von Farnen [1]); bei im Querschnitt elliptischen Bündeln, z. B. im Rhizome von Pteris aquilina entspricht ihre Stellung ohngefähr den Brenn-

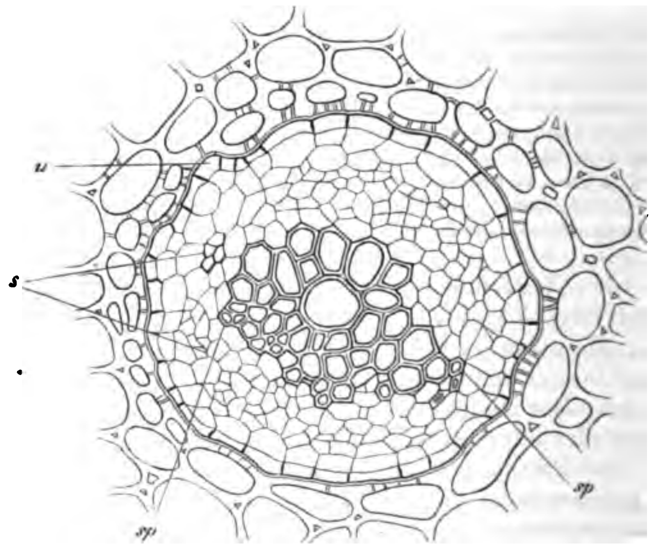


Fig. 160.

Fig. 160. Polypodium vulgare. Rhizom, Querschnitt durch ein schwaches Gefässbündel (225). *s* Siebregion; Siebröhrenstructur nicht deutlich. *sp* enge Spiraltracheiden des Gefässtheils; die die Mehrzahl bildenden weiteren Elemente sind Treppentracheiden. *u* Endodermis mit der innen angrenzenden Parenchymschicht, augenscheinlich aus derselben Mutterzellschicht durch tangentiale Theilung entstanden. — Ausserhalb *u* Parenchym. Die Tüpfelung seiner Zellrinde ist überall wesentlich die gleiche, in der Zeichnung wurde sie nur an einigen Stellen angedeutet. Die an *u* angrenzenden Zellen derselben auf der Innenseite dickwandiger als im übrigen.

1) Vgl. Russow, l. c. Taf. X. — Besonders reiche Details b. Trécul, l. c.

punkten der Ellipse. Ausser diesen die peripherischen Enden und Kanten einnehmenden können noch andere Erstlingsgruppen in demselben Gefässtheil vorhanden sein, z. B. in den von Russow dargestellten bandförmigen, symmetrisch gekrümmten aus Blattstielen: eine mediane bei Gleichenia vulcanica, Aneimia Phyllitidis, Marsilia Drummondii; eine mediane und jederseits eine intermediäre zwischen dieser und der marginalen bei Asplenium filix femina; zwei intermediäre bei Balantium Culcita, etc. Bei rundlichem bis rundem und bei ringförmigem Gefässtheil liegen mehrere Erstlingsgruppen über den Querschnitt zerstreut, z. B. 5 in dem ringförmigen Bündel des Stammes von Marsilia Drummondii, 6 nach Russow's Darstellung in dem Gefässcylinder von Trichomanes radicans, 3 nahe der Mitte bei dem runden axilen Bündel im Stämmchen von Selaginella spinulosa. Bei sehr kleinen Bündeln ist vielfach nur eine mehr oder minder excentrisch gelegene Erstlingsgruppe vorhanden, z. B. kleine Bündel im Rhizome von Pteris aquilina, Angiopteris (Mettenius l. c. 517). In den grossen platten Bündeln der Stämme von Cyatheaceen sind die Erstlingsgruppen erst neuerdings von Trécul gefunden worden. Sie liegen hier in Form enger Netztracheiden an den die Blattlücke begrenzenden Rändern, eingeschlossen zwischen die Treppentracheiden oder in einer engen zwischen diese einspringenden Kerbe, und gehen von da ab, resp. senden Zweige in die Blattstielbündel. In dem erwachsenen Stamme sind sie in Folge frühzeitiger Verdrängung und Verzerrung nur sehr schwer, oft nur ihre Spuren aufzufinden. —

Die Tracheiden setzen den Gefässtheil entweder allein zusammen, ohne zwischen sie gelagerte ungleichnamige Elemente, oder mit zwischen sie gelagerten Gruppen und Reihen von kleine Stärkekörner führenden Parenchymzellen[1]. Beiderlei Verhalten ist nach Species, vielleicht auch Genera, vertheilt, nicht nach den Formen der Bündel. Das erste kommt z. B. vor bei Marsilia und Pilularia, wo der Gefässtheil ein ununterbrochener ein- bis dreischichtiger Tracheidenring ist; in den axilen Strängen der Selaginellen, bei vielen platten, runden und kantigen Polypodiaceenbündeln, z. B. in den Stämmen von Polypodium vulgare (Fig. 160), P. Lingua, Davallia pyxidata, den Petiolis von Asplenium auritum, Scolopendrium vulgare und vielen anderen (vgl. Russow l. c.). Auch in den Bündeln der Marattiaceen kommen keine oder höchst spärliche Parenchymzellen zwischen den Tracheiden vor.

Der andere Fall findet sich z. B. in dem relativ dicken cylindrischen Gefässtheil der Rhizome von Trichomanes radicans, Gleichenia, Lygodium, dem Ringbündel in den Microlepia-, Dennstaedtia-Rhizomen, den runden oder platten Bündeln der Stämme von Pteris aquilina (Fig. 161), Polypodium fraxinifolium, Platycerium alcicorne, Alsophila microphylla, Cyathea Imrayana, arborea; in den Bündeln der Blattstiele von Trichomanes, Aspidium filix mas, molle, Lygodium und vielen anderen (vgl. Russow l. c.). Auch das axile Bündel im Stamme der Schizaeen wird von Russow wohl mit Recht hierher gerechnet, weil in ihm zwar ein mehrreihiger lückenloser Tracheidenring einen starken axilen Markparenchymcylinder zu umgeben scheint, von diesem aber nicht in der für alle anderen hierher gehörigen Farnbündel charakteristischen, unten zu beschreibenden Form abgegrenzt, sondern mit ihm in unmittelbarer Berührung ist, so

1) Russow's Geleitzellen.

dass der in Frage stehende Strang naturgemäss als ein Gefässtheil mit zusammenhängendem axilem Parenchymcylinder betrachtet werden muss. In dem Blattstiele von Trichomanes pinnatum und elegans [1]), Aneimia-, Gleichenia- und Schizaea-Arten [2]) kommen zu den Tracheiden sehr dickwandige verholzte, meist gelbe Fasersklerenchymzellen: je ein starkes Bündel in den Winkeln des V, welches der Gefässtheil bei den Trichomanen, des ohngefähren T, welches er bei Schizaea pectinata bildet; bei Gleichenia dichotoma und polypodioides liegen sie vereinzelt und oft durch Parenchymzellen von den Tracheiden getrennt, längs den Rändern des V förmigen Gefässtheils.

Der Gefässtheil wird überall, bei den ringförmigen Bündeln sowohl auf seiner Innen- als Aussenseite, umgeben von einem vielschichtigen Gewebecomplex, welcher als der Siebtheil aufzufassen ist. Fig. 161. Eine bis wenige Lagen stärkeführender, denen des Gefässtheils gleicher Parenchymzellen grenzen dem Gefässtheil zunächst an. Nach aussen von der Parenchymlage kommt eine ringförmige Zone, welche die allerdings in kleinern Bündeln, wie p. 190 schon gesagt wurde, nicht immer deutlich unterscheidbaren Siebröhren enthält. Wo diese deutlich entwickelt sind, bilden sie eine meist einfache, stellenweise doppelte Ringreihe und stehen mittelst ihrer in Beziehung auf die Mitte des Bündels radialen Seitenwände untereinander in Berührung. An der Aussenseite dieser Zone folgt dann ringsum eine ebenfalls ringförmige aus jenen langgestreckten faserförmigen, durch dicke, glänzende, weiche Wände ausgezeichneten englichtigen Elementen, welche Dippel als Bastfasern, Russow, weil sie als Erstlinge des Siebtheils auftreten, als Protophloem bezeichnet und von denen auch hier zweifelhaft bleibt, ob sie den Siebröhren zuzuzählen oder als eigenartige Organe anzusehen sind. Sie stehen mit den unzweifelhaften Siebröhren theils in unmittelbarer Berührung, sind selbst öfters in deren Kreis eingeschoben, theils sind sie von ihnen durch kleine Parenchymzellen getrennt. Eine ein- bis wenigschichtige Scheide von stärkehaltigen, oft ziemlich

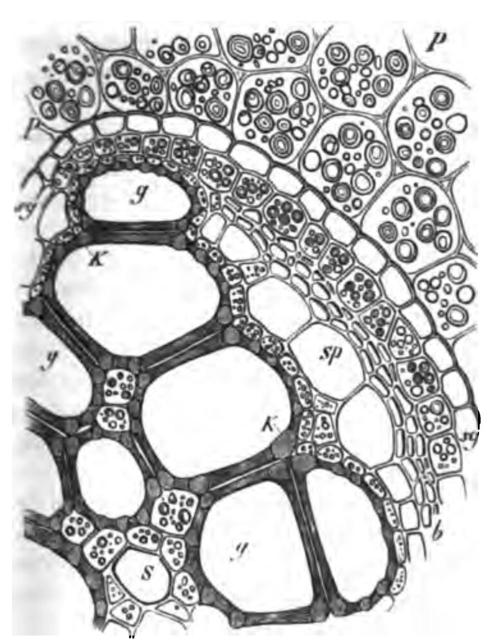


Fig. 161.

Fig. 161. Pteris aquilina. Viertel des Querschnitts durch ein grosses Gefässbündel des Stammes. Vgl. Fig. 143, p. 307. *S* Spiraltracheide. *g—g* weite Treppengefässe (vgl. p. 170). *sp* Siebröhren. *b* Russow's Protophloem. *sg* Endodermis. *p* das sie umgebende stärkekörnerführende Parenchym. *K* verdickte Wandstücke der Gefässe zwischen den Treppentüpfeln.

1) Mettenius, Die Hymnophyllaceen p. 421. 2) Russow, l. c.

weiten, von den ausserhalb des Bündels befindlichen immer durch Form und (geringere) Grösse verschiedenen Parenchymzellen umgibt endlich ringsum jene Röhren- und Faserzone und wird, wenige zu erwähnende Ausnahmsfälle abgerechnet, ihrerseits eingeschlossen von einer einschichtigen Endodermis, welche das Bündel nach aussen scharf abgrenzt. Dieselbe besteht aus prismatischen, meist unscheinbaren, stark von aussen her abgeplatteten Zellen mit mässig dicker, früh verkorkender, meist bräunlicher Membran, welche in den Radialwänden leicht quer durchreisst, so dass auf Schnitten oft die ganze Endodermisscheide gespalten und schwer kenntlich ist. In exquisiten Fällen (z. B. Polypodium-Arten) steht jede Zelle der Endodermis genau vor einer der innen an sie grenzenden Parenchymschicht, derart, dass der gemeinsame Ursprung beider aus einer Mutterzellschicht sofort erkannt wird. Auch wo letzteres nicht der Fall, ist wenigstens bei den ächten Filices und Marsiliaceen der Ursprung beider der gleiche [1].

Die Endodermis fehlt unter den hierher gehörigen Gewächsen den Marattiaceen und den Selaginellen. Erstere zeigen die Bündel einfach ins Parenchym eingesetzt, und zwar sowohl im Blattstiel als im Stamme. Wenigstens fand ich dies so in jungen Stämmchen von Angiopteris und kann das von Russow citirte Bild in de Vriese und Harting's Monogr. des Marattiacées (Taf. VII, Fig. 3, 4), nach welchem es sich im Stamme von Angiopteris anders verhalten soll, nur für den Durchschnitt einer durch den Stamm tretenden Wurzel halten, bei welcher die Endodermis allerdings immer vorhanden ist. [2] — Bei den Selaginellen wird der Siebtheil umgeben von einer dichten, kleinzelligen Parenchymschicht.

In Blattstielen findet man, wenn der Gefässtheil concav oder mit einspringenden Winkeln versehen ist, in den Winkeln und Rinnen desselben, jeweils dicht vor den Erstlingstracheiden 2—4 reihige Stränge von Zellen, welche sich von den übrigen des Parenchyms durch sehr weites Lumen auszeichnen; »auf Längsschnitten fallen sie dadurch auf, dass ihre Wände unregelmässig aus- und eingebuchtet, mit denen der Nachbarzellen derartig verbunden sind, dass grosse Lücken oder Intercellularräume entstehen; in alten Bündeln findet man ihre Wände gewöhnlich gebräunt.« Russow nennt sie Lückenparenchym. Die an sie angrenzenden Tracheiden besitzen in der Regel sehr unregelmässig ausgebildete Schraubenbänder. Beispiele: Asplenium-Arten, Cyathea microlepis (Dippel l. c.), Aspl. filix femina, Cyatheaceen [3]), z. B. Cyathea medullaris. Auch die unten zu nennenden weiten Zellen bei Osmunda regalis mögen hierher gehören.

Nach seiner allgemeinen Verbreitung unter der Farngruppe im weitesten Sinne kann man den beschriebenen Bau der Bündel als den Farntypus bezeichnen. Innerhalb dieser Gruppe kommen allerdings Abweichungen verschiedenen Grades von dem Typus vor. Die für die Marattiaceen und

reihen. Zwischen *b* und *sg* und in dem Gefässtheil, zumal um *S*, zartwandige stärkeführende Parenchymzellen. Aus Sachs, Lehrb. —

1) Russow, l. c. p. 195.
2) Vgl. Sachs, Lehrb. 4. Aufl. p. 415. Nachträgl. Anm.
3) Russow, l. c.

Selaginellen angegebenen sind geringfügig. Die im nächsten Abschnitt zu behandelnden Lycopodiaceen schliessen sich an die Selaginellen auch in der Bündelstructur nahe an. Am weitesten sind nach dieser von dem Farntypus verschieden die Equiseten, deren den Monocotylen zunächst ähnliche, streng collaterale Bündel oben (p. 342) beschrieben wurden. Collaterale Bündel haben ausserdem die Ophioglosseen und wenigstens theilweise die Osmundaceen. Beide Theile sind in den runden oder platten Bündeln normal orientirt, der Gefässtheil dem der Farne ähnlich mit einigen engen Spiraltracheiden (Erstlingen) am Innenrande, seiner Hauptmasse nach aus prismatischen grossen Tracheiden bestehend, welche bei Ophioglossum (pedunculosum und vulgatum) eng-treppenförmige Netzfaserverdickung ohne Tüpfelhöfe zeigen, bei Botrychium sehr dick-netzfaserig und mit elliptischen Hoftüpfeln in den Maschen des Netzes versehen sind. Parenchym ist in dem Gefässtheil des ringförmigen Bündels im Stämmchen von Botrychium rutaefolium, und zwar in Form markstrahlenähnlicher radialer Streifen, vorhanden, in den untersuchten Exemplaren von B. Lunaria fand ich auch diese nicht. Der Siebtheil sieht dem der typischen Form sehr ähnlich; seine weiten präsumptiven Siebröhren (vgl. p. 189) sind noch näher zu untersuchen. Das Bündel der Blattstiele und die kleinen im Querschnitt in einen Kreis gestellten Bündel des Stämmchens von Ophioglossum sind durch keinerlei distincte Scheide aussen abgegrenzt. Das im Querschnitt ringförmige Bündel des Stämmchens von Botrychium Lunaria, rutaefolium, wird von einer Endodermis aussen umzogen, deren Zellen übrigens von denen des umgebenden Parenchyms nur durch den exquisiten undulirten Längsstreifen in der Mitte ihrer radialen Seitenwände verschieden sind.

Bei Osmunda (vgl. p. 290) sind die Bündel des Stammes collaterale. Der bei seinem Eintritt in den Bündelkreis im Querschnitt hufeisenförmige, während seines Abwärtsverlaufs zu keilförmigem Querschnitt verschmälerte Gefässtheil grenzt innen direct an das Markparenchym; er hat den gleichen Bau wie bei den typischen Farnen, fast ohne eingeschobenes Parenchym zwischen den Treppentracheiden. Die Gefässtheile sind in dem ganzen Längsverlauf der Bündel durch Markstrahlen von etwa 6—10 Zellenlagen Breite von einander getrennt. Um diesen Ring getrennter Gefässtheile geht eine gemeinsame ringförmige Siebregion, der des typischen Farnbündels ähnlich gebaut: aussen von jedem Gefässtheile zunächst einige Lagen kleinzelligen Parenchyms, dann eine rings um den ganzen Stamm gehende, fast ununterbrochene Lage grosser Siebröhren, welche aussen von den Gefässtheilen meist einschichtig ist, vor den Markstrahlen mehrschichtig und in diese keilartig einspringend. Direct an die Siebröhrenschicht grenzt dann nach aussen eine Schicht quer-gestreckter, zum Theil derbwandiger Elemente, ihrerseits von dem braunen sklerotischen Gewebe des Stammes durch eine vielschichtige Parenchymzone getrennt. Aussen von der quergestreckten Zone verläuft eine im erwachsenen Zustande an der Brüchigkeit ihrer Radialwände kenntliche Endodermis. In dem Blattstiele von Osmunda wird der rinnenförmige Gefässtheil umgeben von einer ihm ähnlich geformten, aussen durch eine im erwachsenen Zustande sehr undeutliche Endodermis abgegrenzten, dem Siebtheil typischer Farnbündel ähnlichen Zone welche jedoch, wie auch Dippel angibt, nur in ihrer breiteren convexen Hälfte

Siebröhren führt. Auf der concaven Seite ist sie parenchymatisch und im Querschnitt ausgezeichnet durch 10—12 kleine Gruppen auffallend weiter Zellen, welche noch zu untersuchen sind [1]). — Im Stamme von Todea africana und T. hymenophylloides ist der Gefässbündelbau dem für Osmunda beschriebenen gleich, nur die Gestalt des Gefässtheils in Folge der Verschmelzungen seitlich benachbarter Bündel einigermassen verschieden. In dem untersten Theile des wie bei Osmunda gestalteten Blattbündels sind wenigstens bei T. africana auch auf der concaven Seite Siebröhren vorhanden. Die Endodermis fand ich im Blattstiele von T. africana kaum kenntlich, bei T. hymenophylloides sehr deutlich.

Der axile Strang, zu welchem sich im Stamme der Isoëten die collateralen Blattbündel vereinigen, besteht aus einer im Querschnitt rundlich-eckigen Masse kurz- und unregelmässig-spindelförmiger Netz- und Spiraltracheiden und unregelmässig zwischen diesen vertheilter zartwandiger Parenchymzellen, welche Elemente miteinander seinen Gefässtheil bilden. Dieser wird rings umgeben von einem durchsichtigen Mantel kurz-prismatischer oder tafelförmiger Zellen mit wasserhellem Inhalt, stark lichtbrechender und mit breiten sehr zarten Tüpfeln, aber nicht mit deutlichen Siebporen versehener Membran, welchen Mantel Russow wohl mit Recht für einen eigenthümlich unvollkommenen Siebtheil des axilen Stranges hält, zumal da die gleichnamigen Theile der Blattstränge direct in ihn übergehen. Seiner Wachsthumserscheinungen halber wird derselbe im Cap. XVIII noch zu besprechen sein. —

Es mag wohl hier die passendste Stelle sein, des axilen Bündels zu erwähnen, welches die blattlosen Stolonen von Nephrolepis tuberosa, N. acuminata und N. exaltata [2]) der Länge nach durchzieht. Dem Bau, der Form und der centripetalen Ausbildung seines Gefässtheils nach schliesst sich dasselbe vollständig an die unten zu beschreibenden 5—6-strahligen, radialen Bündel der Farnwurzeln an. Auch alterniren, wie bei diesen, mit den Strahlen Siebgruppen, welche relativ weite Siebröhren zu führen scheinen, doch ist es mir zweifelhaft, ob nicht die engen Erstlinge des Siebtheils auch rings um die Strahlen des Gefässkörpers gehen. Jedenfalls wird der ganze innere Theil des Bündels von etwa zwei Lagen sehr enger Elemente umzogen, diese von durchschnittlich zwei Lagen weiterer Parenchymzellen, an welche aussen die Endodermis angrenzt. Der Gefässtheil besteht in seiner Mitte aus weiten Treppentracheiden und interstitiellen Parenchymstreifen. Nach allen, übrigens noch näher festzustellenden Daten dürften die beschriebenen Bündel eine Zwischenform zwischen centrischen und radialen Farnbündeln darstellen. Das ebenfalls axile Bündel der Stolonen von N. pectinata und rufescens hat nach Russow den beschriebenen Bau nicht. —

3. Radiale Bündel.

§ 107. Die radialen Bündel schliessen sich durch die im Stamme er Lycopodien und die in manchen Wurzeln vorkommenden diarchen Formen ahe an die concentrischen an. Sie sind in den exquisiten Fällen dadurch von iesen ausgezeichnet, dass ihr Gefässtheil mehrere radial von der Mitte ausehende Streifen bildet, zwischen welchen ebensoviele mit ihnen alternirende

1 Vergl. Dippel, Russow, l. c.
2 Trécul, l. c. — Russow, l. c. p. 100.

Siebtheile oder Siebstreifen liegen. In allen radialen Bündeln beginnt die Ausbildung der characteristischen Elemente sowohl der Gefäss- als der Siebstreifen in der Peripherie und schreitet von da in verschieden raschem Tempo zur Mitte hin fort. Die im Gefässtheil auch hier durch Enge ausgezeichneten Erstlinge bilden die peripherischen Enden der Strahlen. Da diese demnach die Anfangspunkte der Gefässausbildung sind, so redet man gewöhnlich nicht von der Zahl der Strahlen, sondern der Anfangspunkte — von di- bis polyarchen Bündeln.[1])

Radiale Bündel kommen vor in den Stämmen der Lycopodiaceen, den fadenförmigen Stolonen von Nephrolepis; und in allen Wurzeln mit wenigen, p. 331 genannten Ausnahmen.

An die oben beschriebenen Bündel im Stamme der Selaginellen (mit Ausnahme von S. spinulosa), welche nach der Structur und Entwicklung ihres Gefässtheils den diarchen oder oligarchen strahligen entsprechen, schliesst sich der die Mitte des Lycopodiaceenstammes durchziehende axile Strang an, jedoch mit dem Unterschiede seines radialen Baues.

In dem Stamme von Psilotum[2]) ist dieser Strang stammeigen, ohne Blattstränge aufzunehmen oder abzugeben. In den über den Boden tretenden Aesten ist sein Gesammtquerschnitt fast kreisförmig, aussen durch eine vom umgebenden Parenchym nur durch die gewellten Radialwände verschiedene Endodermis begrenzt. Der Gefässtheil ist triarch bis penta- und octarch; seine nicht immer aequidistanten Strahlen sind durch eine bis wenige Lagen relativ enger prismatisch-gestreckter Parenchymzellen von der Endodermis getrennt, bestehen in ihren peripherischen Enden aus einer Gruppe engerer Netztracheiden (Spiralfasertracheiden fand ich nicht), centrumwärts aus einigen Reihen behöfter) Treppentracheiden, welche Reihen nicht bis zur Mitte des Bündels reichen, sondern an einen diese durchziehenden Strang gestreckt-prismatischer spitzer Sklerenchymfasern anstossen. Die übrige Masse des Bündels besteht aus zartwandigem, prismatischem Parenchym und in diesem zumal in der Peripherie zerstreuten wenigzelligen Gruppen etwas engerer und dickwandigerer Siebröhren — wenigstens wird diese Bezeichnung durch das mit dem der Farne übereinstimmende Ansehen der glatten Seitenwände, den zähe an den Wänden haftenden Körncheninhalt, den gegen die umgebenden Zellen sehr auffallenden Mangel der Zellkerne legitimirt, und auf den dünnen schrägen Endflächen der Glieder glaube ich zarte Siebporen direct gesehen zu haben. In den unterirdischen Sprossen des Rhizoms (Nägeli und Leitgeb's Rhizoiden) ist das Bündel sehr schwach und rudimentär entwickelt; ich finde nur einen flachen oder dreikantigen Gefässtheil, bestehend aus wenigen, manchmal nur 3—6, hie und da durch zartwandige Elemente getrennten Netz- und Treppentracheiden, von denen die peripherischen nur wenig enger als die innern sind, derselbe wird rings umgeben von 2—4 Lagen zarter, spindelförmiger Zellen. Von Siebröhren konnte ich nichts erkennen. Tmesipteris scheint nach Russow's Angabe ähnlichen Gefässbündelbau wie Psilotum zu haben.

In dem cylindrischen axilen Strange der Lycopodiumstämme (vgl. p. 291

1) Nägeli, Beitr. l. c. p. 10.

2) Nägeli, l. c. — Russow, l. c. p. 181.

besteht der Gefässtheil aus einer Anzahl Platten oder Bänder, deren periphe-rische Kanten von einer Gruppe enger Tracheiden (vgl. p. 171), den oben beschriebenen Ansätzen der Blattspurstränge, deren grösserer innerer Theil von weiteren Treppentracheiden gebildet wird. Vgl. Fig. 162. Je nach den Arten und der Stärke der einzelnen Sprosse sind die Zahl und Anordnung der Platten und ihre Beziehungen zu den Blattzeilen verschieden. Von den letzteren Beziehungen ist schon oben die Rede gewesen. Was die übrigen in Betracht kommenden Verhältnisse betrifft, [1]) so hat unter den untersuchten einheimischen Species L. inundatum 3 bis 5 zu einem im Querschnitt sternförmigen Körper in der Mitte vereinigte Platten, also einen tri- bis pentarchen strahligen Gefässkörper. Dieser ist jedoch schon hier nicht selten unregelmässig, insofern sich eine oder die andere Platte von den übrigen trennt, um eine Strecke isolirt zu verlaufen und sich dann wieder mit den anderen zu vereinigen. Vier in der Mitte vereinigte strahlige Platten sind in den letzten Verzweigungen der heterophyllen Arten, wie L. complanatum, L. alpinum in der Regel, Abweichungen von dieser jedoch in 20—30 Procent der Fälle vorhanden. In den stärkern Achsen letztgenannter Arten, ferner bei L. clavatum, annotinum, Selago ist die Zahl der Gefässplatten eine im Verhältniss zur Stärke der Sprosse höhere; — sie beträgt z. B. bei starken Hauptstämmen von L. complanatum und alpinum bis 11 und 13, von L. annotinum und clavatum bis 17, sinkt aber in den schwächeren Verzweigungen wieder auf 4 und 3 herab. — Die Platten sind in diesen Fällen nur theilweise oder kaum strahlig convergent; die meisten bilden vielmehr in den ausgesprochen bilateralen, niederliegenden Hauptsprossen sämmtlicher mit solchen versehener Arten (Fig. 162) getrennte Bänder, welche leicht gekrümmt, mit ihrer convexen Fläche immer gegen die bodensichtige Seite des Stammes, mit ihren Kanten vorwiegend nach rechts und links gerichtet, ausserdem untereinander in mannichfach wechselnder Weise theils strahlig, theils schlingenbildend verbunden sind. Verbindung und Trennung wechseln in successiven Abschnitten des Längsverlaufes. Schwächere Zweige höherer Ordnung zeigen wiederum mehr strahlige Ordnung und Vereinigung. In den nicht bilateralen Stämmen von L. Selago kommt nach Hegelmaier häufiger strahlige Vereinigung sämmtlicher 4—6 Platten vor, seltener unregelmässige Verschlingung und Gruppirung derselben. Weitere Details vgl. in den p. 291

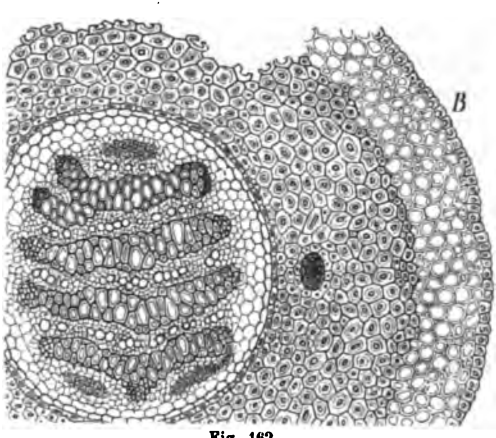


Fig. 162.

Fig. 162. Lycopodium Chamaecyparissus. Querschnitt eines Sprosses, gegen 100mal vergr. Mitten der cylindrische Gefässstrang; in der dichten Rinde rechts ein quer durchschnittenes, ins Blatt laufendes Bündel. Aus Sachs, Lehrb.

1) Hegelmaier, l. c. p. 790.

citirten Abhandlungen. Die Zwischenräume zwischen den Gefässplatten, welche meist schmäler sind als diese, werden von dem Siebtheile oder den Siebtheilen des Stranges eingenommen: je einer entsprechend gestalteten Gruppe gestreckt-prismatischer, schräg-endigender Parenchymzellen, mit anscheinend ölreichem Inhalt, in welcher eine meist einfache unterbrochene Reihe weiterer Siebröhren liegt: die weiteren, etwas stärker contourirten Maschen der Fig. 162. (Vgl. p. 190).

Die Wände aller Elemente des Siebtheils sind weich, in Wasser stark quellbar und werden durch wässerige Jod-Jodkaliumlösung blau. Zwischen den peripherischen Kanten der Gefässplatten, mit diesen alternirend, liegt in jedem Siebtheile eine kleine Gruppe dickwandiger, enger, langgestreckt-faserförmiger Elemente — die Erstlinge des Siebtheils. Um alle Kanten läuft eine durchschnittlich 2 Zellschichten starke Lage prismatischen Parenchyms von gleicher oder ähnlicher Zellform und Structur wie das der Siebtheile, bei den meisten Arten (L. clavatum, annotinum) jedoch ausgezeichnet durch Intercellularräume und lockere, leicht trennbare Verbindung der Zellen. Eine aus durchschnittlich zwei Lagen tangential gestreckter, mit dünnen, nach Russow verkorkten, nicht undulirten Wänden versehener Zellen bestehende Scheide umgibt das ganze Gefässbündel und verbindet es mit der je nach den Arten parenchymatischen oder sklerenchymatischen inneren Rinde.

Die starken Wurzeln von Lycopodium clavatum,[1] alpinum und Arten ähnlichen Wuchses haben wesentlich den gleichen Bau wie die Stämme. Der Gefässtheil ist bei beiden genannten Arten hexarch bis dekarch, sehr oft heptarch, und alsdann im einfachsten regelmässigsten Falle zu drei getrennten Platten gruppirt: einer diametralen und zwei symmetrisch vor beiden Flächen dieser stehenden concaven, von *U* förmigem Querschnitt und mit nach der Peripherie stehender Concavität. Jede Platte nimmt in centripetaler Richtung an Breite ab, in der Mitte besteht sie oft nur aus einer Treppentracheide. Unregelmässigkeiten, Unterbrechungen der Platten kommen ähnlich wie im Stengel vor. Bei den untersuchten heptarchen oder octarchen Exemplaren von L. clavatum fand ich fast immer die eine der concaven Platten grösser und von eng hufeisenförmigem Querschnitt, die andere kleiner, viel flacher und vor ihrer schwach concaven Aussenfläche einen getrennten, im Querschnitt elliptischen oder keilförmigen (für sich monarchen) Gefässstrang liegend. Doch kommen auch andere, zum Theil höchst unregelmässig verschlungene Gruppirungen der Platten vor. Der Bau der Umgebung und der Interstitien der Gefässplatten ist der gleiche wie im Stengel. In den Zweigen dieser Wurzeln wird mit der Abnahme ihrer Stärke die Zahl und Anordnung der Platten vereinfacht, die letzten Zweige derselben — und bei L. Selago und inundatum alle Wurzeln jeder Verzweigungsordnung — haben nur eine von einem (vielleicht nur parenchymatischen?) Siebtheil umgebene Gefässgruppe. In den Wurzelästen der erstgenannten stärkeren Arten besteht letztere aus wenigen an der einen Seite des cylindrischen Stranges liegenden kleinen Gefässen. In den Wurzeln von L. Selago und inundatum liegt nach Russow's Darstellung

1) Nägeli u. Leitgeb, Entstehung etc. der Wurzeln, p. 117 ff. — van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. XIII.

innerhalb des cylindrischen Siebtheils eine stark gekrümmte, im Querschnitt sichelförmige diarche Gefässplatte, und die Siebröhren zwischen den Schenkeln dieser.

§ 108. In bei weitem den meisten Wurzeln ist der sie durchziehende einfache axile Strang von sehr regelmässig radialem und in den hauptsächlichen Erscheinungen überall übereinstimmendem Bau. [1])

Der ohngefähr cylindrische Strang wird umgeben von einer entweder dauernd undulirten, oder im erwachsenen Zustande sklerotischen, anfangs undulirten Endodermis, welche ihrer Entstehung nach nicht zu dem Strange zu zählen, sondern die innerste (Grenz-) Schicht der ihn umgebenden Rinde ist. Der Gefässtheil ist je nach dem Einzelfalle diarch bis polyarch und seine den spätern peripherischen Kanten entsprechenden Anfangspunkte liegen sämmtlich in gleichen Abständen von einander: bei diarchen Bündeln an diametral entgegengesetzten Punkten des kreisförmigen Querschnitts, in allen übrigen Fällen um den durch ihre Zahl angegebenen Theil der Kreisperipherie ($\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$ u. s. w.) von einander entfernt. Von den Anfangspunkten aus bilden sich in radialer Richtung und centripetaler Entwicklungsfolge Gefässplatten, welche entweder in der Mitte zusammenstossen, oder diese nicht erreichen, sondern durch eine dieselbe dauernd einnehmende Parenchym- oder Sklerenchymmasse getrennt bleiben. Mit den Gefässplatten alterniren ebensoviele, diesen demnach gleichzählige und gleich geordnete Siebtheile.

Gefäss- und Siebstrahlen werden von einander durch zarte prismatische Parenchymzellen getrennt, und zwar lassen sich von diesen in der Regel zwei Schichten zwischen jedem Gefäss- und dem nächsten Siebtheil unterscheiden, seltner nur eine oder mehr als 2 Lagen. Aussen bildet in den meisten Fällen eine aus Parenchym bestehende, meist einschichtige, seltener 2schichtige, selten mehrschichtige ununterbrochene Lage die Grenze des ganzen Bündels gegen die Endodermis. Nägeli und Leitgeb haben diese Grenzlage bei den Farnen Pericambium genannt, welchen Namen sie hier allgemein und auch für diejenigen Fälle führen mag, wo wie bei Equisetum ihr Ursprung ein anderer ist als in jenen, für welche der Name zunächst eingeführt wurde. Bei Monocotyledonen sind übrigens die Fälle nicht selten, wo die äussersten Gefässe direct an die Endodermis grenzen, das Pericambium also an jeder Gefässplatte unterbrochen ist und nur die Siebstrahlen umzieht.

Van Tieghem nennt die Gesammtheit der zwischen Gefäss- und Siebtheile eingeschobenen Zellen, welche also diese zum dichten Cylinder vereinigen, das Verbindungsgewebe (tissu conjonctif). Dieses bildet nach dem Gesagten die meist zweischichtigen Streifen zwischen den Gefässplatten und Siebgruppen und setzt sich nach innen zwischen erstere fort, im Falle wo dieselben nicht zusammenstossen. Aussen grenzt es an das Pericambium. Letzteres wird von Van Tieghem bei den Phanerogamen die rhizogene Schicht genannt, nach der Function, welche es bei Anlegung von Seitenwurzeln hat.

Für den Bau der einzelnen Theile sind wenige allgemeine Regeln ausser

1) Nägeli, Beiträge, l. c. p. 23. — P. van Tieghem, Recherches sur la symmétrie de structure dans les plantes vasculaires. I. La racine. Ann. sc. nat. 5. Série Tom. XIII. — Nägeli u. Leitgeb, Entstehung u. Wachsthum d. Wurzeln. München 1867. — Nicolai, l. c. (vgl. 241). — S. auch Link, Icones anatomicae. — Schacht, Lehrbuch, p. 167 etc.

den für Gefässbündel und ihre Scheiden überhaupt geltenden zu geben. Die Gefässplatten sind ein- oder mehrreihig, je nach dem Einzelfall, in radialer Richtung ununterbrochen, d. h. Trachee an Trachee gereiht; oder durch eingeschobene ungleichnamige (parenchymatische, sklerenchymatische) Elemente unterbrochen. Für die specielle Qualität der Tracheen, d. h. ob sie Gefässe im strengen Sinne oder Tracheiden sind, gelten die p. 172 angegebenen Regeln und Zweifel. Die erstgebildeten Gefässe, resp. Tracheiden, welche die Kanten einnehmen, sind immer eng, die späteren, in centripetaler Richtung folgenden werden plötzlich oder successive weiter. Letztere sind immer Tüpfel- oder Netzgefässe (resp. Tracheiden); die engen peripherischen in der Regel auch Netz- oder Ringgefässe mit dicht- und vorwiegend quergestellten feinen Verdickungsfasern. Auf kurze Strecken hat übrigens auch in diesen nicht selten die Faser einfach spiraligen Verlauf. Weithin ablösbare, eng gewundene Spiralfasern kommen seltener vor, z. B. in den Wurzeln von Tornelia fragrans, Cucurbitaceen, Anthriscus Cerefolium (van Tieghem), Phaseolus (Dodel), Cycadeen (Mettenius), Coniferen.

Der Bau der Siebstrahlen ist, wo dieselben stark entwickelt sind, wesentlich der gleiche wie in typischen collateralen oder centrischen Bündeln. In schwachen Monocotyledonenwurzeln sind sie nicht selten auf eine Siebröhre mit engzelliger Umgebung reducirt (z. B. Triglochin maritimum, Aponogeton, Hydrocleis Humboldtii, Potamogeton lucens, vgl. van Tieghem l. c., Taf VI), also auch von dem typischen Bau, nur klein. Es ist daher anzunehmen, dass ihnen der typische Bau allgemein zukommt, doch bedürfen sie, zumal in den kleinzelligen Bündeln der Dicotyledonen, noch genauerer Untersuchung. Auch auf die Coniferenwurzeln, in deren primärem Bündel nach Janczewski's neuerer Angabe[1]) die Siebröhren ganz fehlen sollen, möchte ich den letztern Satz noch ausdehnen.

Die Zahl und hiermit auch die Anordnung und relative Breite der Gefäss- und Siebstrahlen, die relative Menge und die Vertheilung des um und zwischen ihnen befindlichen Gewebes, endlich die specielle Structur der einzelnen Gewebeformen und somit der Gesammtbau des Wurzelstranges sind verschieden, theils nach den verschiedenen Wurzeln derselben Species, theils nach den Arten und grösseren Abtheilungen des Systems. In ersterer Beziehung gilt allgemein der Satz, dass mit der Stärke der Wurzel nicht nur die Zahl der Gewebeelemente in dem Bündel, sondern auch die Zahl seiner Radialplatten abnimmt, falls sie in stärkeren Individuen mehr als je zwei beträgt. Dazu kommen öfters geringe, nicht auf verschiedene Stärke zurückführbare individuelle Differenzen zwischen Angehörigen der gleichen Species. In der anderen Beziehung ist, neben der selbstverständlichen Gleichheit oder Aehnlichkeit des Baues nächstverwandter Formen gleicher Anpassung, die grosse Conformität des Bauplans in allen Abtheilungen gefässführender Pflanzen zu betonen. Für keine derselben kann ein besonderer, ihr überall eigenthümlicher angegeben werden. Van Tieghem's erste Tafel zeigt die fast identischen Querschnitte junger Wurzeln von Cyathea medullaris, Allium Cepa (Hauptwurzel der Keimpflanze), Taxus und Beta. Schärfer ausgesprochen sind vielfach kleinere Differenzen zwischen

1) Ann. sc. nat. 5. Ser. T. XX, p. 31.

Unterabtheilungen der grösseren Classen. Die vorhandenen Untersuchungen ergeben folgende Regeln:

1. Bei fast allen darauf untersuchten Dicotyledonen (Fig. 163) ist das ursprüngliche Wurzelbündel oligarch, meist 2-, 3-, 4-, seltener bis 6- und 8strahlig, höhere Ziffern kommen ausnahmsweise vor. In den Hauptwurzeln ist die Gefässplatte meistens diarch-diametral oder tri- oder tetrarch, selten finden sich höhere Ziffern, sei es bei einzelnen Individuen (z. B. von Vicia Faba 5—7, vielleicht selbst 12 [1]), statt 4), sei es als Regel für bestimmte Arten, wie die meisten Amentaceen (Quercus spec. 6—8, Alnus 5—6, Castanea 6—12, Fagus 8, Carpinus 4), Aesculus (6), Coffea (8) u. s. w. Alle diese Ziffern sind auch

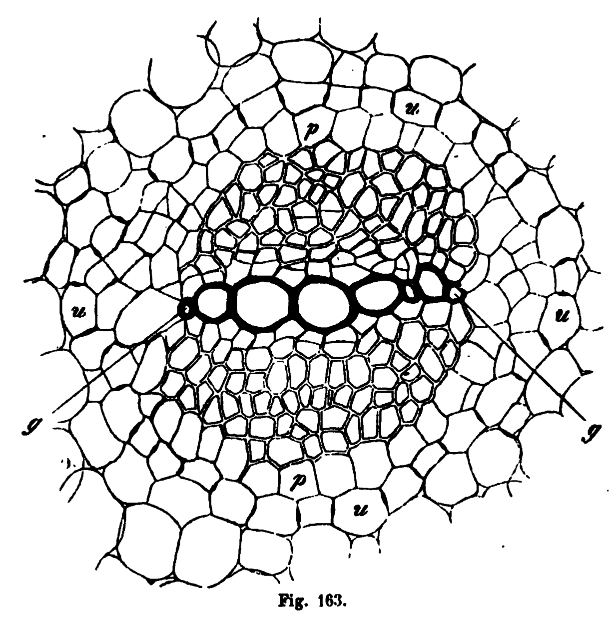


Fig. 163.

für die einzelnen Species nicht unbedingt ausnahmslose Regel. Ob einer grösseren Gattung oder natürlichen Familie eine bestimmte Ziffer eigen sein kann (abgesehen von den gelegentlichen individuellen Schwankungen), ist nach den vorliegenden Daten nicht zu entscheiden. Allerdings ist es der Fall bei manchen Familien, von denen ein oder ein halbes Dutzend Repräsentanten untersucht sind. Diarche Gefässplatte haben z. B. in der Hauptwurzel die untersuchten Cruciferen (Brassica, Raphanus), Fumaria, Caryophylleen, Vitis, Urtica, Umbelliferen (Anthriscus Cerefolium, Foeniculum, Petroselinum sativum, Carum Carvi, Coriandrum, Daucus, Pastinaca sativa v. Tieghem), Chenopodiaceen (Beta, Atriplex, Spinacia), Mirabilis, Centranthus und Valeriana, von Compositen Ta-

Fig. 163. Ranunculus fluitans. Querschnitt durch das Gefässbündel einer starken alten Adventivwurzel (225). *u* Endodermis. *p* Pericambium. *g* äussere primordiale Gefässe des diarchen einreihigen Gefässtheils *g*—*g*. Zwischen *g*—*g* und *p* der Siebtheil.

1) Vgl. van Tieghem, l. c. 223. In dem citirten Falle war es zweifelhaft, ob es sich um die Hauptwurzel oder eine stark geförderte Nebenwurzel handelte.

getes erecta; tetrarche der Regel nach die untersuchten Cucurbitaceen (Cucumis. Cucurbita, Lagenaria, Luffa), Euphorbiaceen (Euphorbia, Ricinus, Mercurialis spec.), Tropaeolum majus, Convolvulus tricolor; — überhaupt scheinen die Ziffern 2 und 4 vorzuherrschen. Allein andererseits kommen bei den höhern Ziffern der oben genannten Cupuliferen erhebliche Differenzen zwischen den untersuchten Formen vor; und von der Papilionaceenfamilie, von welcher zahlreichere Repräsentanten als von anderen untersucht sind, ist eine ziemliche Mannichfaltigkeit der in Rede stehenden Verhältnisse zu berichten: der Regel nach diarche Gefässplatte bei Lupinus varius, Trigonella; triarche bei Pisum sativum, Lathyrus sativus, Orobus vernus, Vicia sativa, Ervilia, villosa, Ervum Lens. Hedysarum coronarium, Onobrychis sativa, Medicago sativa; tetrarche bei Phaseolus, Dolichos lignosus, Cicer arietinum; höhere Ziffer als 4 endlich, wie oben angegeben, bei Vicia Faba.

In den Wurzelverzweigungen bleiben sich der Regel nach die Ziffern gleich, oder nehmen ab, falls sie höher als 2 waren. In stammbürtigen Nebenwurzeln nehmen sie häufig — der Stärke der Wurzeln entsprechend — zu, z. B. auf 7, 9, 11 bei Cucurbita maxima, 5, 6, 8 bei Lagenaria und Luffa (van Tieghem), Phaseolus 4—5; Valeriana 5—8; die Adventivwurzeln am Rhizom von Nymphaea alba sind 6—10strahlig, bei Nuphar luteum bis 27strahlig, in einer Luftwurzel von Clusia flava fand van Tieghem 13 Strahlen u. s. w. Doch findet auch der umgekehrte Fall statt: diarche Gefässplatte in allen Adventiv- sowohl wie Seitenwurzeln von Tropaeolum majus, bei tetrarcher Hauptwurzel.

Die Orientirung der Theile ist in den untersuchten Fällen diese, dass bei di- und tetrarcher Structur der Hauptwurzel immer die oder eine der beiden sich kreuzenden Flächen der Gefässplatten mit der Medianebene der beiden um 180° divergirenden Cotyledonen zusammenfällt. Bei den triarchen Hauptwurzeln von Pisum und den anderen genannten triarchen Papilionaceen fallen nach van Tieghem die Ebenen zweier Gefässplatten in die Medianebenen der beiden nur um 120° divergirenden Cotyledonen. Für höhere Ziffern fehlen genaue Angaben. Bei allen Phanerogamen liegt die Ebene diarcher Gefässplatten seitlicher Wurzeln immer in der Medianebene der Hauptachse, von welcher sie entspringen, die eine Ebene tetrarcher, soweit untersucht, desgleichen.

Die ursprüngliche Structur der einzelnen Gewebestreifen zeigt — innerhalb des allgemeinen Bauplans der Wurzelbündel — wenige den Dicotyledonen eigenthümliche Besonderheiten. Für die Gefässplatten ist bemerkenswerth die in der Regel sehr allmähliche Zunahme der Gefässweite in centripetaler Richtung. Nur ausnahmsweise, in den polyarchen Nebenwurzeln am Rhizom von Primula auricula und Nymphaeaceen kommt der bei Monocotylen gewöhnliche Fall vor, dass die kurze, nicht bis zur Mitte reichende Gefässreihe aus wenigen engen, peripherischen und dann aus einem oder einigen sehr weiten besteht (Fig. 164). — In den meisten hierher gehörigen Fällen stellen die ein- bis wenigreihigen Platten im Querschnitt schmale, durch relativ sehr breite Interstitien getrennte Radialstreifen dar, welche in der Mitte zusammenstossen oder durch einen parenchymatischen Axilstrang getrennt, resp. mit einander verbunden sind. Bei den starken polyarchen Nebenwurzeln und in dem obern, in das hypocotyle Stengelglied übergehenden Theile starker Hauptwurzeln ist

diese axile Parenchymmasse, das »Mark« der Wurzeln, von erheblicher Dicke. Selten tritt bei Dicotylen an Stelle des die Gefässstrahlen verbindenden axilen Parenchyms ein Strang Sklerenchymfasern, z. B. den Nebenwurzeln von Stachys silvatica, Mentha aquatica, Hedera Helix (v. Tieghem).

Eine meines Wissens nur bei Dicotyledonen vorkommende Eigenthümlichkeit ist das Vorhandensein eines im Querschnitt etwa halbmondförmigen Bündels von Sklerenchymfasern an der Aussenseite der Siebtheile triarcher und tetrarcher Papilionaceen-Wurzeln (Pisum, Phaseolus). Das Faserbündel liegt innerhalb des Pericambiums. Der Siebtheil bedarf hier übrigens noch einer genauern histologischen Untersuchung.

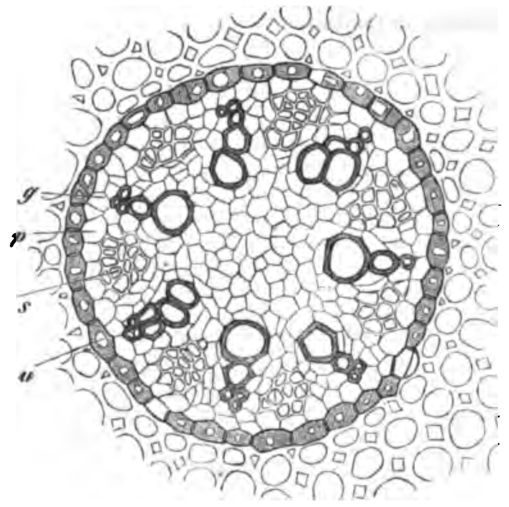


Fig. 164.

Ein Pericambium geht einschichtig oder in manchen Fällen mehrschichtig bei allen untersuchten Dicotylenwurzeln rings um die Gefässplatten. Seine mit der Bildung von Seitenwurzeln in Beziehung stehenden Structureigenthümlichkeiten, die in ihm zuweilen vorkommenden Harzgänge u. s. w., werden unten (§ 117 und 133) zu besprechen sein.

Diese ursprüngliche Structur der Dicotyledonenwurzeln ist allerdings nur in seltenen Fällen dauernd; sie wird meistens, und bei vielen Arten schon unmittelbar nach ihrer Anlegung, verändert durch den von der Innenseite der Siebstrahlen ausgehenden secundären Dickenzuwachs, von welchem Cap. XIV handeln wird. Vgl. Fig. 165. Hieraus resultiren wesentliche thatsächliche Differenzen von anderen, speciell den Monocotylen- und Farnwurzeln, welchen mit Ausnahme mancher Dracaenenwurzeln[1]) diese secundären Veränderungen fehlen. Es muss aber hervorgehoben werden, dass die Veränderungen durch secundären Dickenzuwachs keineswegs allen Dicotylenwurzeln zukommen, also keinen durchgreifenden Unterschied dieser von den übrigen begründen. Abgesehen von solchen Fällen, wo, wie bei den Nebenwurzeln von Stachys silvatica, Mentha aquatica, Lysimachia nummularia, Myriophyllum, Hippuris, der secundäre Zuwachs verschwindend gering und als solcher selbst zweifelhaft ist, weil oft die innersten, die Platten verbindenden Gefässe auch anderwärts sehr spät ausgebildet werden, fehlt derselbe einer Anzahl von Nebenwurzeln vollständig.

Fig. 164. Primula Auricula (225). Querschnitt durch das heptarche Gefässbündel einer Adventivwurzel und seine Umgebung. *p* Pericambium. *g* die äussern Primordialgefässe der Gefässstrahlen, welche mit eben so viel Siebgruppen *s* alterniren und von diesen durch zartwandiges Parenchym getrennt sind; *u* Endodermis, aussen von derselben ziemlich dickwandiges Rindenparenchym mit im Querschnitt viereckigen Intercellularräumen.

1) Vgl. Caspary, Pringsh. Jahrb. I, 446. — Falkenberg, l. c. 197.

So denen von Gunnera [1], der Nymphäeaceen, Ficaria ranunculoides, Primula auricula — zu welchen ausgedehntere Untersuchung voraussichtlich noch andere hinzufügen wird. Dass an der Insertionsstelle der in Rede stehenden Wurzeln von Ficaria und Nuphar ein nachträglicher rudimentärer Dickenzuwachs vorkommt [2], ändert nichts an der Beschaffenheit des weitaus grössten Theiles derselben.

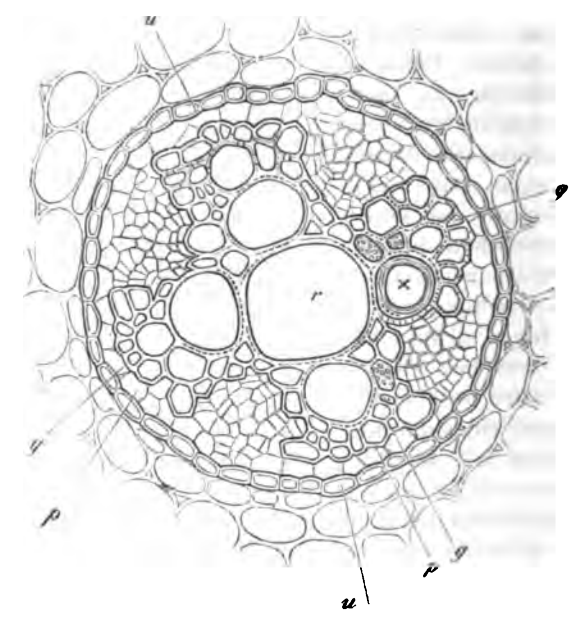


Fig. 165.

Es steht wohl in nächster Beziehung zu dem Auftreten des secundären Zuwachses, dass bei den dicotylen Wurzeln eine Sklerose der Endodermis nur selten vorkommt. Doch findet sich solche z. B. bei den Adventivwurzeln am Rhizom von Primula auricula, Ranunculus repens; vgl. Fig. 164 und 165. —

2) Der axile Wurzelstrang der Gymnospermen [3] ist dem gewöhnlichen der Dicotylen im allgemeinen gleich gebaut. Seine ursprüngliche Structur wird immer sehr früh verändert durch secundären Zuwachs vom Cambium aus; diesem dürften auch die von Reinke dargestellten Sklerenchymfasern in

Fig. 165 (145). Ranunculus repens. Querschnitt durch das Gefässbündel einer alten Adventiv-Wurzel. *u* Endodermis. *p* Pericambiumschicht. *g* äussere primordiale Gefässe des tetrarchen Gefässtheils. *r* grosses axiles Tüpfelgefäss. In dem Tüpfelgefäss *x* Flächenansicht einer rund perforirten Querwand. An die von *g* nach *r* gehenden primären Gefässplatten ist eine schmale Zone secundären Holzes angesetzt, die Zellen zwischen diesem und den Siebgruppen tangential getheilt. Vgl. Cap. XIV.

1) Reinke, Morpholog. Abhandl. p. 58.

2) van Tieghem, l. c. p. 266 ff.

3) S. v. Tieghem, l. c. — Strasburger, Coniferen u. Gnetaceen p. 340, 360 ff. — Mettenius, Beitr. z. Anatomie d. Cycadeen p. 595 ff. — Reinke, Morpholog. Abhandl. I.

der Peripherie der Siebregion bei Dioon ihre Entstehung verdanken. Das Pericambium ist über den Kanten der Gefässplatten einschichtig bei Taxus, Thuja, Biota; mehrschichtig (3—4 bis 7 Zellenlagen stark) bei Arten von Podocarpus, Pinus, und den untersuchten Cycadeen.

Die Gefässplatten bestehen an ihren Aussenkanten aus Tracheiden mit den für diese Region allgemein charakteristischen Faserverdickungen, in ihrem inneren, später entwickelten Theile aus Tüpfeltracheiden, wie sie für den Holzkörper der Gymnospermen charakteristisch sind.

Unter den Coniferen haben die Cupressineen und Taxineen in den Wurzeln aller Grade diametrale diarche Gefässplatte, seltener triarche. Bei den Abietineen sind höhere Ziffern und mit diesen grössere individuelle Schwankungen Regel, ohne dass dabei in der Hauptwurzel eine constante Beziehung derselben zu der gleichfalls bekanntlich immer mehr als 2 betragenden und schwankenden Zahl der Cotyledonen bestünde. Von Abies excelsa z. B. fand van Tieghem an 13 Keimpflanzen triarchen Wurzelstrang bei 7, 8, 9 oder 10 Cotyledonen; an einer mit 6 Cotyledonen den Strang diarch, an einer mit 8 den Strang tetrarch. Aehnliche Verhältnisse ergaben die zahlreichen Untersuchungen der genannten Beobachter für die Arten der Gattung Pinus im engsten Sinne (P. Pinea, halepensis, silvestris u. a.). Die Zahl der Gefässplatten beträgt hier 3—6, selten 7. Dieselben unterscheiden sich von denen der nächstverwandten Abietineen durch ihre einem Y vergleichbare Gestalt. Jede ist, streng wörtlich genommen, diarch; sie beginnt aussen mit zwei von einander getrennt dem Pericambium angrenzenden Reihen von etwa 5 engen Tracheiden, welche nach innen convergiren und aneinanderstossen. Von ihrem Vereinigungspunkte aus setzt sich dann eine 1—2reihige radiale Tracheidenreihe, die Mitte der Wurzel nicht erreichend, in centripetaler Richtung fort. In dem Winkel des Y liegt ein von zarten Zellen umgebener Harzgang.

Die untersuchten Wurzeln von Ephedra haben diametral-diarchen Gefässkörper.

Von den Cycadeen ist der Gefässkörper bei den untersuchten Nebenwurzeln und Wurzelzweigen zahlreicher Arten meistens diametral-diarch, beide ursprüngliche Platten in der Mitte zusammenstossend oder durch Parenchym getrennt. Das Gleiche gilt für die untersuchten Hauptwurzeln von Cycas revoluta und Zamia furfuracea. Seltener sind, bei starken Nebenwurzeln der gewöhnlich diarchen Arten, die Bündel dreistrahlig. Bei einer hybriden Ceratozamia fand van Tieghem 3 oder 4, bei einem Exemplar von Zamia muricata Mettenius 6 Gefässplatten in der Hauptwurzel. In den Nebenwurzeln von Cycas revoluta treten nach Mettenius (l. c. p. 596), wenn die centripetale Entwicklung der Platte schon vorgeschritten ist, seitlich von ihrer peripherischen Kante einige zerstreute enge Netzgefässe gleichsam nachträglich auf; ob etwa als erste Anfänge des secundären Zuwachses, bleibt zu entscheiden.

3) Unter den Monocotyledonen sind zunächst manche dünne Hauptwurzeln der Keimpflanze in dem Bau ihres axilen Bündels von Dicotylen und Gymnospermen nicht zu unterscheiden. Von Allium Cepa mit diametral-diarcher, zuweilen auch triarcher Gefässplatte wurde dies schon oben erwähnt; ihm verhälten sich in der Structur der Hauptwurzel gleich A. Porrum, Lilium Martagon; Tulipa Gesneriana mit der Abweichung, dass ihr Pericambium nicht ein-, sondern zweischichtig ist. Bulbine annua hat in der Hauptwurzel drei nicht zusammenstossende, Iris Monnieri 4 Gefässplatten. Schwächere Wurzeln aller Grade verhalten sich den eben besprochenen im wesentlichen gleich.

Stärkere Hauptwurzeln, wie schon die von Asphodelus-Arten, Canna, Asparagus officinalis, dann die der Palmen (Phoenix, Seaforthia elegans) und vor allem die bekanntlich in dieser Classe die Hauptwurzeln an Stärke meist gewaltig übertreffenden, stammbürtigen Nebenwurzeln behalten in der über-

wiegenden Mehrzahl der Fälle den typischen Bauplan allerdings bei, werden aber in dem Maasse, als ihr Bündel an Mächtigkeit zunimmt, polyarch und auch durch mancherlei Differenzen in der Structur der Gewebeelemente reicher gegliedert. Vgl. Fig. 166, 167 und 168.

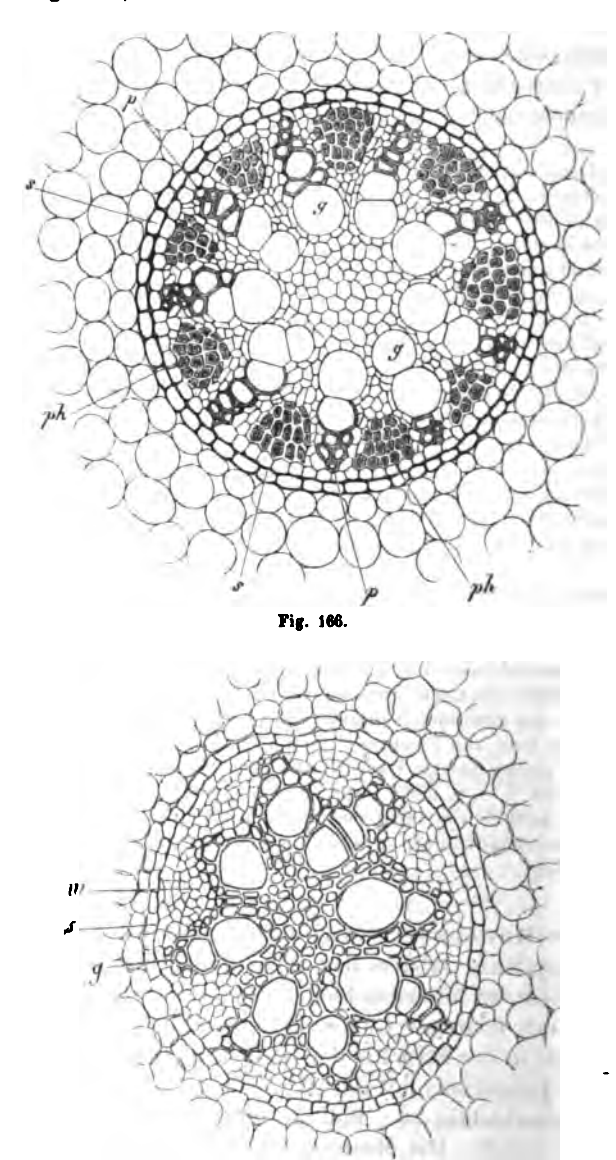


Fig. 166.

Fig. 167.

Fig. 166. Acorus Calamus, Querschnitt durch das Gefässbündel und die angrenzende Rinde einer Adventivwurzel. *s* Endodermis. *p*, *p* enge Erstlingsgefässe, *g* grössere innere noch nicht vollständig ausgebildete Gefässe. *ph* Siebgruppen. — Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 167. Sehr dünner Querschnitt durch das Gefässbündel einer ältern Adventivwurzel

Was zunächst die Zahl, Anordnung und Form der Gewebegruppen dieser typischen Monocotylenwurzeln betrifft, so steigt die Ziffer der Gefäss- und Siebstrahlen von 5—10 bis zu 20, 50 und mehr. Die dicken Wurzeln von Iris, Asparagus, Smilax (Sarsaparille), Palmen[1]) u. s. w. sind Beispiele für hochgradige Polyarchie. Die Siebstreifen sind immer klein, aus relativ wenigen Elementen bestehend, von rundlichem oder radial gestreckt länglichem Querschnitt. Die ein- bis wenigreihigen Gefässstreifen beginnen in der Peripherie gewöhnlich mit einem kurzen ununterbrochenen Radialstreif enger, nach innen allmählich weiter werdender Tracheen, auf welche dann in centripetaler Richtung plötzlich ein oder wenige sehr weite Netz- oder Tüpfelgefässe folgen. Letztere sind meistens durch eine bis mehrere Lagen interstitieller Zellen von dem peripherischen Theil der Reihe getrennt. Bei stärkern polyarchen Bündeln kommen diese grossen Gefässe oft nur einem Theil der Reihen zu, anderen, mit diesen unregelmässig alternirenden fehlen sie; oder es tritt der häufige Fall ein, dass zwei benachbarte Reihen gegen ein grosses Gefäss spitzwinklig convergiren, im Querschnitt eine V-Figur bildend, in deren Winkel das grosse Gefäss liegt. Uebrigens kommen auch bei Monocotylen Gefässplatten vor, deren Elemente ganz allmählich in centripetaler Folge weiter werden, z. B. bei manchen Orchideen, wie Stanhopea spec., Epidendron ciliare etc. Die Zahl der in radialer Richtung einander folgenden Gefässe einer Platte ist auch hier gering, durchschnittlich 4—6, nicht selten noch weniger. Bei den untersuchten Carices besteht die Reihe meistens aus einem einzigen oder aus 2 in tangentialer Richtung nebeneinanderliegenden engen peripherischen und aus einem weiten, innern Tüpfelgefäss, welch letzteres von jenen durch wenigstens 3 Lagen parenchymatischer Zellen getrennt ist. Zwischen beiden genannten kann ein zweites enges Tüpfelgefäss liegen. Manchen peripherischen Gefässen fehlt das zugehörige weite, so dass von einer Reihe nicht mehr die Rede sein kann.

In kleineren Wurzeln, resp. Strängen, z. B. den oben erwähnten Hauptwurzeln, schwächeren Graswurzeln aller Grade (Secale, Triticum), schwachen Adventivwurzeln von Tradescantia virginica, stossen die Gefässreihen in der Mitte des Stranges entweder zusammen oder convergiren gegen 1 oder 2 in der Mittellinie verlaufende, sehr früh angelegte, aber sehr spät zur Ausbildung gelangende weite Gefässe, mit diesen theils direct in Berührung tretend, theils durch wenige interstitielle Zellen von ihnen getrennt. In stärkeren typischen Monocotyledonen-Wurzeln reichen die radialen Gefässplatten bei weitem nicht bis zur Mitte. Diese wird von einem starken Parenchym- oder Sklerenchymcylinder eingenommen, in dessen Umkreis das System der Gefässplatten einen oft relativ schmalen Ring bildet.

Aussen wird der Gefässring bei der überwiegenden Mehrzahl monocotyledoner Wurzeln umgeben von einem über den Gefässplatten einschichtigen, aussen an die Endodermis grenzenden, ununterbrochenen Pericambium. Selten ist dieses über den Gefässplatten zweischichtig, wie bei der oben erwähnten Hauptwurzel von Tulipa Gesneriana und Sarsaparill-Wurzeln. Eine bemerkens-

derselben Pflanze (145). *s* Endodermis, *g* Erstlingsgefässe, *w* Siebgruppen. Die in Fig. 166 noch zarte axile Zellmasse ist hier sklerotisch, die innern Gefässe vollständig ausgebildet.

1) v. Mohl, Palm. structura. Diplothemium maritimum, Tab. I.

werthe Ausnahme von dieser Regel bilden alle untersuchten Gramineen-Wurzeln (Oryza [1]), Secale, Triticum, Zea, Coix, Sorghum, Hordeum, Paspalum spec. [2]), indem bei ihnen der Regel nach das Pericambium durch die Gefässreihen unterbrochen ist, diese der Endodermis direct angrenzen. Eine kleine Pericambiumzelle liegt jedoch auch hier öfters, z. B. beim Mais, zwischen der Endodermis und dem äussersten Gefässe. Unter den Cyperaceen findet sich das Gleiche bei Carex-Arten. Das enge Tüpfelgefäss grenzt dicht an die Endodermis, z. B. bei C. foenea, folliculata, divulsa, hirta, oder es ist in einem und demselben Querschnitt theils dieses, theils das gewöhnliche Verhältniss, d. h. eine Pericambiumzelle aussen von dem Gefässe vorhanden. Andere Carex-Arten, wie C. brizoides zeigen nach van Tieghem nur das letztere typische Verhalten; desgleichen Cyperus-Arten, wie C. longus, C. alternifolius.

Der Bau der einzelnen Gewebeelemente bei diesen typischen Wurzeln zeigt hinsichtlich der Gefässe und wohl auch der meist noch genauerer Untersuchung bedürftigen Siebröhren mannichfaltige Einzeldifferenzen, auf welche hier nicht näher eingegangen werden kann. Die gleichzeitig longitudinale und concentrische Reihen bildende Zellenmasse zwischen und innerhalb der Gefässplatten zeigt theils exquisit parenchymatischen, theils exquisit sklerenchymatischen Bau oder Mittelformen zwischen beiden. Und zwar erstrecken sich diese Eigenschaften über die ganze in Rede stehende interstitielle Gewebemasse gleichmässig, oder verschieden nach bestimmten Zonen und Gruppen. Von den hier möglichen Combinationen kommen folgende gewöhnlich vor: 1) Die ganze interstitielle Zellmasse, inclusive des axilen Cylinders, bleibt dünnwandig-parenchymatisch: z. B. Adventivwurzeln von Tradescantia virginiana, Curcuma longa, Clivia nobilis (Acorus Calamus intermediär, d. h. mit sehr derbwandigem Parenchym). 2) Die ganze genannte Zellmasse wird sklerenchymatisch, z. B. Carex divulsa, Cyperus alternifolius und wohl die meisten Cyperaceen- und Gras-, Adventivwurzeln, Curculigo recurvata. 3) Die Zellenzüge zwischen den Gefäss- und Siebplatten sklerenchymatisch, mit jenen einen dichten, festen Ring bildend um einen axilen Parenchymstrang mit lufthaltigen Intercellularräumen: Smilax-Wurzeln (Sarsaparille) mit sehr massigem stärkereichem Parenchym, die meisten untersuchten Orchideenluftwurzeln (z. B. Epidendron ciliare, Oncidium sphegiferum), viele Palmenwurzeln (vgl. Mohl, l. c.), bei welchen innerhalb des axilen zartwandigen Parenchyms wiederum zerstreute Sklerenchymfasern vorkommen können, z. B. Chamaedorea elegans. —

Das Pericambium bleibt in den meisten Fällen zartwandig-parenchymatisch, auch da, wo es an Sklerenchym angrenzt, kann aber selbst schliesslich auch ganz oder theilweise an der Sklerose Theil nehmen, ersteres z. B. bei Sarsaparill-Wurzeln, letzteres bei Orchideen, z. B. Epidendron ciliare, wo über jeder Gefässplatte meist 2 seiner Zellenreihen sehr zart bleiben, während die übrigen gleich den innen angrenzenden mächtig verdickt werden. Die bei langlebigen Monocotyledonenwurzeln sehr häufige, wenn auch keineswegs allgemein verbreitete, meist einseitige Sklerose der Endodermis ist im § 27 besprochen worden.

---

1) Nägeli u. Leitgeb. l. c.
2) van Tieghem, l. c.

Von dem bisher betrachteten Typus des Baues monocotyler Wurzelstränge kommen, bei gleichbleibenden Structurverhältnissen der Gewebeformen und Regionen, bezüglich der Anordnung jener Abweichungen verschiedenen Grades vor.

An starken Wurzelsträngen, deren Gefässplatten zum Theil oder sämmtlich paarweise in der Form eines V convergiren, sind zunächst die innerhalb eines V gelegenen Siebgruppen oft kleiner als die zwischen zwei V. Letztere manchmal grosse radial gestellte Platten, jene rundliche Gruppen. So in exquisiter Form bei den Luftwurzeln einer unter dem Namen Philodendron Imbe in Halle cultivirten Aroidee (Fig. 168), bei Palmen; vgl. Mohl's citirte Abbildung von Diplothemium maritimum. Bei Chamaedorea elegans geht diese Ungleichheit weiter. In dem Winkel des V liegt eine kleine, rundliche Siebgruppe; zwischen je zweien aussen eine gleiche, weiter innen eine zweite im Querschnitt elliptische, von der äussern durch interstitielles Sklerenchym, in welchem manchmal Gefässe liegen, getrennt. Es ist also hier eine innere und eine äussere Reihe von Siebgruppen — in dem sonst typischen Strang — vorhanden.

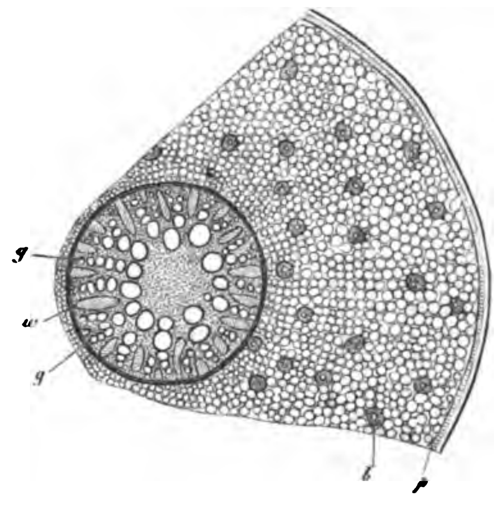


Fig. 168.

Es wurde oben beschrieben, dass die Gefässplatten nicht selten gegen 1 oder 2 axile Gefässe convergiren, wenn auch ohne mit diesen in unmittelbare Berührung zu treten. Solche axile Gefässe kommen manchmal vereinzelt vor, in der Mitte starker Parenchym- oder Fasercylinder, von den innern Rändern der Radialplatten durch viele Zellschichten getrennt. Man findet dergleichen hie und da als individuelle Eigenthümlichkeit mancher Wurzeln, z. B. bei der Veracruz-Sarsaparille [1]; bei Carex folliculata fand ich an demselben Stock Wurzeln von dem für die Carices gewöhnlichen Bau mit starkem, dichtem, sklerotischem Axilcylinder, und andere, bei welchen die Mitte dieses durchzogen wird von etwa 5 mässig grossen, prismatischen, einander berührenden Tüpfelgefässen.

Diese geringfügigen Formen der Abweichung bilden den Uebergang zu der auffallenderen, dass in dem ganzen Cylinder innerhalb des radialen Rings zahlreiche Gefässe sowohl wie Siebröhrengruppen zerstreut stehen, eine Er-

Fig. 168. Philodendron Imbe Hort. Halens. Querschnitt durch eine starke Nebenwurzel, schwach vergr. Axiler Gefässstrang, rechts die ganze Rinde. *g* Aussenrand der Gefässreihen. Die schräg schraffirten Radialstreifen, *w*, die Siebgruppen. *p* Periderma, *b* Faserbündel, einen milchsaftführenden Intercellulargang umschliessend.

1) S. Berg, Atlas d. pharmac. Waarenkunde, Taf. III, g.

scheinung, welche starken Adventivwurzeln vieler epiphyter Aroideen, der untersuchten Musaceen, der Dracaeneen, Pandaneen (Pandanus, Freycinetia, Cyclanthus) und der Palmen Iriartea exorrhiza und I. praemorsa eigen ist.

Während alle untersuchten Wurzeln terrestrischer und die vieler epiphytischer Aroideen gewöhnlichen typischen Bau zeigen, ist bei den starken Luftwurzeln anderer der weite, immer sklerenchymatische Cylinder innerhalb des radialen Ringes durchsät mit zerstreuten weiten Gefässen und einzeln oder paarweise stehenden, sehr grossen, von Cambiform begleiteten Siebröhren, welche beiderlei Elemente nicht mehr in den Radialreihen stehen; Tornelia fragrans, Heteropsis ovata, Monstera surinamensis, Adansonii, Rhaphidophora angustifolia, Scindapsus pictus, Philodendron micans, Anthurium digitatum[1] sind Beispiele für dieses Vorkommen.

Das Gleiche findet sich bei Strelitzia-Arten und wohl auch anderen Musaceen[2].

Wesentlich dasselbe Verhältniss ist bei den Wurzeln der Dracaenen und Pandaneen vorhanden, mit dem Unterschiede nur, dass das axile Gewebe, in welchem Gefässe und Siebröhren vertheilt sind, nicht gleichförmig ist, sondern vielmehr rings um die Gefässe und kleinen Siebgruppen aus sklerenchymatischen Fasern, dazwischen aber aus Parenchym besteht, in welchem bei Pandanus weite luftführende Intercellulargänge und zerstreute Faserbündelchen liegen. Der Ring hat gleichfalls sklerotisches Interstitialgewebe zwischen den radialen Gefäss- und Siebgruppen, deren Zahl bei mässig ($1{,}5^{cm}$) starken Pandanus-Wurzeln schon gegen je 200 beträgt. Der Querschnitt solcher Wurzeln zeigt daher innerhalb des typischen, von mehrschichtigem Pericambium und Endodermis umgebenen relativ schmalen Ringes einen weiten von Parenchym erfüllten Raum, in welchem zahlreiche dicke Stränge der Länge nach verlaufen. Jeder dieser Stränge besteht aus einer vielschichtigen Masse von Sklerenchymfasern, in der ein oder einige isolirte weite Gefässe oder kleine Gruppen solcher und, von den Gefässen getrennt, eine oder einige kleine Siebgruppen eingeschlossen sind, seltener nur eine oder keine der beiden Röhrenformen vorkommt. Die Stellung beider in dem Strange ist unregelmässig wechselnd. Die Vertheilung der Stränge in dem Parenchym scheint, bei gleichwerthigen Wurzeln, nach den Species einigermassen verschieden zu sein. Unter den Pandaneen z. B. finde ich sie in den stärksten Wurzeln bei Freycinetia nitida des Berliner Gartens im Querschnitt einzeln und unregelmässig zerstreut, bei Pandanus pygmaeus (graminifolius der Gärten) in quere, d. h. einem Diameter parallele Reihen geordnet, welche durch breitere Parenchymstreifen von einander getrennt sind, bei P. odoratissimus sind zwei bis mehr Stränge, von einander durch schmale Parenchymstreifen getrennt, gruppenweise zusammengestellt und die Gruppen zwischen breiteren Parenchymmassen zerstreut. Mit abnehmender Stärke der Wurzeln werden die in Rede stehenden Structurverhältnisse vereinfacht. Ein 1—2^{mm} dicker Wurzelast von Pandanus pygmaeus z. B. hat innerhalb des radialen Ringes etwa 2—3 grosse Gefässe und ebensoviele Siebgruppen innerhalb gleichförmigen, in den Ring sich direct fortsetzenden Fasersklerenchyms. Etwa 1^{mm} dicke Wurzeläste der Dracaena reflexa haben durchaus typischen Bau, der radiale Ring umgibt einen zartwandigen axilen Parenchymcylinder. In diesem tritt bei stärkern Wurzeln erst ein unregelmässig gestellter gefässführender Sklerenchymstrang auf, in dem Maasse als die Wurzeln stärker sind, mehrere bis sehr zahlreiche.

Die zolldicken Wurzeln von Iriartea[3] endlich sind von den letztbesprochenen ausgezeichnet erstlich dadurch, dass ihr mächtiger Gefässkörper nicht cylindrisch, sondern tief gefurcht ist, im Querschnitt von der Form eines Sterns mit gegen 10 stumpfen, meist zweispaltigen Strahlen; ferner dadurch, dass auch der radiale Ring zertheilt ist in Sklerenchymbündel, welche die Gefässe und Siebgruppen einschliessen und radiale, theils schmale 1—2schichtige, theils vielschichtige Parenchymstreifen, welche die Bündel von einander trennen. Die Mitte des Sterns besteht der Hauptmasse nach ebenfalls aus dünnwandigem

---

1) van Tieghem, l. c. p. 149.

2) Vgl. Wittmack, Musa Ensete. Halle (Linnaea) 1867, p. 62.

3) Mohl, Palm. structura Tab. I. Verm. Schriften p. 159. — Karsten, Vegetationsorg. d. Palmen l. c. p. 62, Taf. III, Fig. 3.

vielfach lacunösem Parenchym, welches sich in die radialen Streifen des Ringes direct fortsetzt und in welchem Sklerenchymbündel, die je ein bis mehrere Gefässe und Siebgruppen enthalten, zerstreut liegen. Die Gefässe sind innerhalb der Sklerenchymbündel von 1—2 Lagen Parenchymzellen umgeben, von welchen die dem Ringe angehörenden mit dem mehrschichtigen Pericambium in directer Verbindung stehen. Eine streckenweise verdickte Endodermis scheint, nach Mohl's Abbildung, den Stern zu umgeben. In dem ganzen Parenchym endlich sowohl des Sterns als der ihn umgebenden Rinde liegen zahlreiche kleine Sklerenchymfaserbündelchen, in deren Mitte 1—2 dünnwandige gestreckte Elemente (vielleicht Siebröhren?) eingeschlossen sind. Die Gefässplatten in dem Ringe sind im Querschnitt kurz, unregelmässig, ihre radiale Anordnung und Abwechselung mit den Siebplatten nach Mohl's Abbildung vielfach undeutlich, jedoch im allgemeinen erkennbar. Die Ausbildung der Elemente beginnt sowohl bei Iriartea (Karsten) als in den Pandanuswurzeln in der Peripherie des Ringes und schreitet im allgemeinen centripetal fort. — Nach allen diesen Erscheinungen schliesst sich die Reihe der letztbesprochenen grossen Wurzeln an den Typus der Monocotylen unmittelbar an als Specialfälle, bei welchen mit der beträchtlichen Grösse die anatomische Gliederung eine reichere wird.

Von diesen letztgenannten Strängen ist seinem Bau nach durchaus verschieden das Bündelsystem, welches die p. 243 genannten Knollenwurzeln durchzieht. Bei Dioscorea und Sedum sind seine sämmtlichen Stränge typische collaterale. Für die Ophrydeen gilt das Gleiche mit der Einschränkung, dass die Gefässe nur sehr spärlich entwickelt sind. Jedes Bündel ist von einer gesonderten Endodermis umschlossen.

4) Bei den Filices im weitesten Sinne, den Marsiliaceen, Equiseten, mit wenigen, unten zu nennenden Ausnahmen, weicht der axile cylindrische Strang der Wurzel von den bisher betrachteten Typen in seiner Gliederung nicht ab[1]. Sein Gefässkörper ist, mit Ausnahme der Marattiaceen, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle diametral-diarch, aussen jederseits mit einigen neben einander liegenden engen, faserig verdickten Tracheiden beginnend, an welche sich in centripetaler Richtung eine bis wenige Reihen weiterer, oft grosser Treppentracheiden von der für die Farne gewöhnlichen Structur (nur bei Athyrium filix femina[2]) ächte Gefässe) anschliessen. Vgl. Fig. 169. Bei Botrychium sind die mehrreihigen Tracheiden von anderm, dem für Stamm- und Blatt p. 360 beschriebenen gleichem Bau und alle von nahezu gleicher, relativ geringer Weite. Triarche und tetrarche Bündel kommen bei starken Wurzeln gewöhnlich diarcher Species zuweilen vor — triarche sind bei Pilularia, Equisetum, Botrychium, Blechnum brasiliense, Cyathea medullaris beobachtet, tetrarche bei Equisetum, genanntem Blechnum und Cyathea. Bei den untersuchten Trichomanes-Arten[3] kommen meist tri- bis octarche, selten diarche Stränge vor, welch letztere dagegen den Hymenophyllum-Wurzeln eigen sind. Ueber die monarchen Bündel einiger Trichomanes-Arten s. unten. —

Die Gefässplatten sind in den meisten Fällen in der Mitte vereinigt, bei dünnern Strängen oft durch ein sehr grosses Gefäss (z. B. Equisetum) oder durch eine aus 2 grossen Gefässchen bestehende, mit dem diametralen Plattenpaare rechtwinklig gekreuzte Reihe (Fig. 169). Im übrigen kommen mannichfaltige untergeordnete Formdifferenzen vor; regelmässig elliptischer Querschnitt der diametralen vereinigten Platte z. B. bei Osmunda, Todea spec. u. s. f.

Die Anordnung der Siebgruppen entspricht dem allgemeinen Wurzelbau-

---

1) Vgl. Nägeli u. Leitgeb, van Tieghem, Russow, l. l. c. c.
2) Vgl. p. 172.
3) Mettenius, Hymenophyllaceen, l. c. p. 420. — Russow, l. c. p. 95.

plan; ihre histiologischen Eigenschaften sind denen der zugehörigen Stämme im Wesentlichen gleich und wie diese noch der nähern Untersuchung bedürftig.

Das Pericambium tritt in der Regel als eine ringsum einfache Schicht auf: doch kommt es auch zweischichtig vor: nur über den Siebgruppen bei Aspidium Thelypteris, ringsum bei Polypodium ireoides, [1]) ringsum mehrschichtig bei Osmunda und Todea. Bei den Equiseten stehen im Gegensatz zu den übrigen

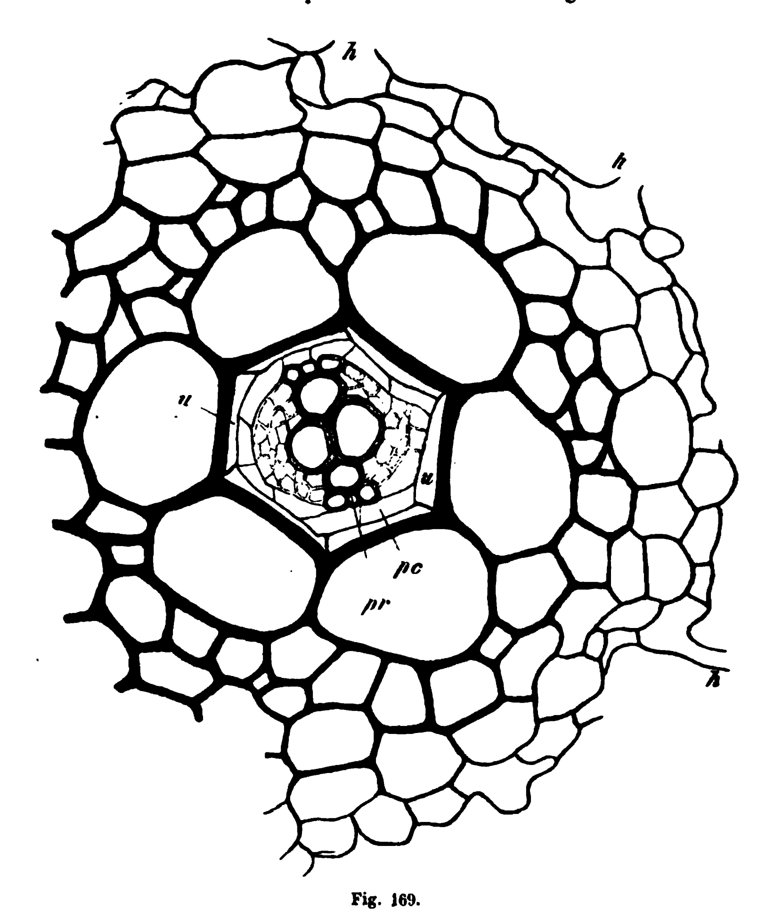


Fig. 169.

hierher gehörigen Formen alle seine Zellen genau vor denen der Endodermis-Scheide und sind mit dieser aus Theilung der innersten Rindenschicht hervorgegangen. Diese bildet bei den übrigen gefässführenden Kryptogamen die Endodermis allein, das Pericambium wird durch tangentiale Theilung des von ihr umgebenen Pleromcylinders angelegt.

Fig. 169. Adiantum Moritzianum (225). Alte Wurzel. Querschnitt. *h—h* durchschnittene Haare der Epidermis. *u* Endodermis. *pc* Pericambium. *pr* Erstlingstracheiden des diarchen, mit 2 Siebgruppen alternirenden Gefässkörpers.

1) van Tieghem, l. c. — Vgl. auch Nägeli u. Leitgeb, p. 88.

In der Endodermis sind, ausser mancherlei untergeordneten Formdifferenzen, die vor den Kanten der Gefässplatten liegenden Zellen, die Initialzellen der Seitenwurzeln, oft durch beträchtlichere Grösse von den übrigen ausgezeichnet. Der Bau der Endodermis ist im übrigen im Wesentlichen der gleiche wie bei den Bündeln der zugehörigen Stämme.

Die Orientirung der diametral diarchen Gefässplatten ist bei den Kryptogamen-Wurzeln immer diese, dass ihre Fläche die Medianebene der nächsthöhern Verzweigungsordnung rechtwinklig schneidet. Die am Stamme entspringenden scheinen je nach den Arten zur Medianebene dieses ebenso orientirt zu sein, oder ihre Fläche in die Medianebene des Stammes zu fallen. —

Die axilen Wurzelstränge der Marattiaceen [1]) sind, bei sonstiger Uebereinstimmung des Baues, von denen der übrigen Farne ausgezeichnet durch tetrarchen bis polyarchen Gefässkörper. Zahl und Länge der Radialplatten steigt, bei der gleichen Species, mit der Stärke der Wurzeln; erstere bis auf 18—20. In stärkern Wurzeln findet man sie öfters paarweise convergirend und im Querschnitt zur V Figur vereinigt. Die Gefässplatten reichen bei den über dem Boden befindlichen Wurzeln nicht bis zur Mitte des Strangs; bei den dünnen im Boden befindlichen, 4—5 strahligen Zweigen stossen sie, nach Russow, in der Mitte zusammen.

Der sehr kleine Wurzelstrang von Azolla [2]), in seiner Entwicklung abweichend von dem der Farne, hat nach Strasburger einen meist triarchen, nur aus Spiraltracheiden bestehenden Gefässtheil. Ausser diesem liegen innerhalb des Pericambium nur einige unscheinbare, einen zweifelhaften Siebtheil bildende Elemente.

§ 109. Einen von dem allverbreiteten radialen Wurzeltypus abweichenden Bau haben die axilen Bündel in den Wurzelträgern der Selaginellen, den ächten Wurzeln dieser Gewächse, den dünnern Wurzeln der Lycopodien, den Wurzeln von Isoëtes und Ophioglossum. Mit Ausnahme der Wurzelträger von Selaginella Kraussiana besteht die Eigenthümlichkeit dieses Baues darin, dass der Gefässtheil, meist monarch, entweder die eine Seite des Bündels einnimmt und der Siebtheil die andere — also collaterale Anordnung, — oder dass jener wenigstens dem einen Rande des ihn rings umgebenden Siebtheils stark genähert ist. Die meisten hierher gehörigen Wurzeln resp. Wurzelträger sind gabelig verzweigt und zeigen eine bestimmte Orientirung der Bündeltheile in den successiven Gabelungen. Man könnte daher den in Rede stehenden Bau als den für die dichotomen Wurzeln charakteristischen betrachten, wenn nicht die von Ophioglossum immer durchaus unverzweigt wären [3]), ohne dass irgend ein thatsächlicher Grund vorläge für die Annahme van Tieghem's, nach welcher diese unverzweigte Wurzel der geförderte Gabelast einer schon innerhalb der Rinde des sie erzeugenden Stammes gegabelten Wurzel wäre, deren anderer Gabelast nicht zur Ausbildung käme.

---

1) Meyen, Haarlemer Preisschr. (1836) Tab. VIII.

2) Strasburger, Ueber Azolla, p. 48.

3) Vgl. Holle, Bot. Ztg. 1875. Mit der Angabe van Tieghem's, dass die Wurzeln von Botrychium, mit typisch radialem Bündel, dichotom seien, stehen Holle's Beobachtungen p. 315) nicht in Uebereinstimmung.

Von den dichotomen Wurzelträgern[1]) und Wurzeln der **Selaginellen** sind zunächst die Wurzelträger der S. Kraussiana durch cylindrische Gefässbündel ausgezeichnet, in welchen die Mitte des centralen und in centrifugaler Folge sich ausbildenden Gefässtheils von den engen Erstlingstracheiden eingenommen, die Peripherie von weiteren Treppentracheiden gebildet wird. Der Siebtheil umgibt den Gefässtheil ringsum als mehrschichtige kleinzellige Zone; er ist histiologisch noch genauer zu untersuchen. Zur Bildung der Bündel des ersten Wurzelpaares wird das Bündel des Trägers gleichsam in zwei Hälften gespalten, in welchen eine Gruppe von engen Erstlingstracheiden den einen Rand des Gefässtheils einnimmt, von dem die Ausbildung der Elemente nach der anderen breiteren Seite fortschreitet. Der Gefässtheil ist sonach monarch, ähnlich den gewöhnlichen collateralen Bündeln, von welchen sich die in Rede stehenden dadurch unterscheiden, dass der Siebtheil rings um den ganzen Gefässtheil geht.

Der letztbeschriebene Bau kommt allen untersuchten Selaginellawurzeln und den Wurzelträgern von Selaginella Martensii zu. Diese Bündel spalten sich für die Dichotomie derart, dass die Theilungsebene mitten durch die Erstlingsgruppe und den dieser diametral gegenüberliegenden Rand des Gefässtheils geht. Die Orientirung der Bündel mit einseitiger Erstlingstracheidengruppe ist an den vom Stengel entspringenden Primärachsen die, dass jene Gruppe nach dem Grunde des Stengels sieht. An den Gabelästen liegt sie immer an der innern, dem anderen Aste des Paares zugekehrten Seite. Bei jeder Gabelung macht daher jedes aus der Spaltung des Hauptbündels hervorgegangene Bündel eine Drehung um 90°, und zwar findet diese innerhalb der Hauptachse allmählich statt, auf dem Wege den beide Bündel hier von ihrer oberhalb der Gabelungsstelle gelegenen Trennungsstelle bis zu jener nebeneinander herlaufen. Nur bei den ersten Gabelzweigen des Wurzelträgers von S. Kraussiana kommt die gleiche Orientirung ohne Drehung zu Stande.

Die schwachen Bündel in den Wurzeln von **Isoëtes**[2]) zeigen in dem groben Bau ihres einseitig monarchen Gefässtheils, in der Orientirung dieses in den Gabelästen ähnliches Verhalten wie die von Selaginella. Bezüglich der elementaren Zusammensetzung dieses Theils sind sie dadurch ausgezeichnet, dass derselbe nur aus einigen Reihen von Ring- und Netztracheiden, ohne Treppengefässe besteht. Der Siebtheil ist, soweit die Untersuchungen reichen, schwach und nur auf der den Erstlingstracheiden abgekehrten Seite des Bündels entwickelt, im Querschnitt ein schmaler halbmondförmiger Streifen, seine histologische Structur unklar. Die Lage des Bündels in der Wurzel ist von Anfang an schwach excentrisch und zwar bei den Gabelästen jeweils dem anderen Aste des Paares zugekehrt. Die durch einseitig vorherrschende Ausdehnung der Rinde und ihrer grossen Luftlücke verursachte Excentricität nimmt mit der Dicke der Wurzeln zu. Nach der kurzen Angabe von Mettenius[3]) ist der Bau des Gefässtheils und die excentrische Lage des Bündels in den Wurzeln von **Phylloglossum** ähnlich wie bei Isoëtes. Das Bündel ist der in Beziehung auf das Stämmchen basiskopen Seite der stets unverzweigten Wurzel genähert.

Die dünnen Wurzeln von **Lycopodium**, welche schon p. 364 beschrieben wurden, schliessen sich hier unmittelbar an.

Endlich sind die Wurzeln von **Ophioglossum** hier zu nennen[4]). Ihr axiler Strang zeigt in seinem kreisförmigen Querschnitt die auf die Abstammungsachse bezogen grundsichtige (untere) Hälfte aus lückenlos verbundenen, denen des Stämmchens (p. 360 gleichen Tracheiden gebildet. Der obere Rand des Bündels wird eingenommen von einer durchschnittlich zweireihigen Halbring relativ grosser weiter Siebröhren. Zwischen diesem Sieb- und dem Gefässtheil liegen einige — durchschnittlich 3 — Schichten zarter, prismatischer stärkefreier engerer Elemente, deren Siebröhrennatur zweifelhaft ist; eine Lage zarter Zellen trennt in der Regel den Gefässtheil von der Endodermis, während die Siebröhren dieser unmittelbar angrenzen. Letzteres gilt nach van Tieghem manchmal auch für die 2 mittleren Tracheiden des unteren Randes. Die Ausbildung der Tracheiden beginnt an der einen Kante des Kreisabschnittes und schreitet von dieser aus um den convexen

---

1) Nägeli u. Leitgeb, l. c. p. 124.
2) Hofmeister, Beitr. z. Kenntn. d. Gefässkryptog. I. — Nägeli u. Leitgeb, l. c. 131.
3) Bot. Ztg. 1867, p. 99.
4) van Tieghem, Russow, l. c.

Rand und von diesem aus gegen den Siebtheil fort. Die Endodermis ist, wie die der Stämmchen, von dem übrigen Rindenparenchym nur durch den welligen Streifen der Radialwände verschieden.

4. Unvollkommene und rudimentäre Bündelstämme.

§ 110. Die in Vorstehendem beschriebenen Gefässbündel kommen den mit chlorophyllreichem Laube versehenen Landpflanzen, auch den Stengeln und Blättern der Parasiten, welche kein oder nur Spuren von Chlorophyll enthalten, wie die Orobanchen, Cuscuten, Lennoaceen etc. zu. Sie sind, wie p. 333 angedeutet wurde, caeteris paribus im allgemeinen um so ausgebildeter, je mehr die Laubfläche entwickelt ist.

Umgekehrt nimmt die Ausbildung des Gefässbündelsystems in jeder Hinsicht ab mit der in der Luft ausgebreiteten Laubfläche; und zwar sowohl seine Gliederung in Einzelstränge und deren Zweige, wie seine Reduction auf den axilen Strang im Stamm vieler submerser Pflanzen (vgl. p. 288, 333), seine Vereinfachung in den submersen Blättern amphibischer Pflanzen (p. 318) klar anzeigt; — als auch die anatomische Gliederung des einzelnen Bündels. Letztere lässt zunächst, bei gleichbleibendem Bauplan, eine Verminderung der charakteristischen Gewebeformen erkennen, wie z. B. die Vergleichung der Stamm- und Wurzelbündel von Ranunculus repens (Fig. 152, 165) mit denen von R. fluitans (Fig. 153, 163) lehrt; und zwar vorwiegende Verminderung des Gefässtheils bei gleichbleibendem oder minder abnehmendem Siebtheile. Sodann, bei fortschreitender Abnahme der charakteristischen, zumal der trachealen Elemente auch Abweichungen von ihrer gewöhnlichen typischen Anordnung. Weiter gänzliches Schwinden der trachealen Elemente, zuletzt auch der Siebröhren, so dass das ganze Bündel durch einen Strang gleichartiger gestreckter Zellen ersetzt wird. Endlich Abwesenheit auch jeder rudimentären Andeutung eines Gefässbündels, wie in dem winzigen schwimmenden Laube der Wolffien, einem grosszelligen, mit einer an der die Luft berührenden Fläche Spaltöffnungen führenden Epidermis bedeckten Parenchymkörper. [1])

Jene Fälle unvollkommen ausgebildeter Bündel sind den bisher betrachteten completer entgegenzustellen. Sie theilen sich in zwei Hauptkategorien, nämlich solche, welche als complete Bündel angelegt und dann durch Schwinden des Gefässtheils mehr oder minder unvollständig werden — also Bündel mit vergänglichem Gefässtheil; — und andere von Anfang an unvollkommen bleibende. Beiderlei Formen schliessen sich durch mancherlei oben schon mehrfach erwähnte intermediäre gradatim an die completen an.

Vor allem gilt dies von den durch Schwinden der Tracheen unvollständig werdenden. Bei vielen krautigen Pflanzen mit collateralen Bündeln tritt, wie p. 339 beschrieben wurde, mit vollständiger Ausbildung der Gewebe an Stelle der Erstlingsgefässe ein Intercellulargang auf.

Bei einer Reihe anderer, submerser oder theilweise submerser Wassergewächse gehen in den meisten Bündeln auf weite Strecken alle Gefässe sofort zu Grunde, nachdem sie als Ring- oder Spiralgefässe angelegt waren. An Stelle des Gefässtheils befindet sich in dem erwachsenen Bündel ein (von Wasser er-

1) Hegelmaier, Lemnaceen, p. 31.

füllter) Intercellularkanal, an dessen Wänden die Reste der Membranverdickungen erhalten bleiben können. Der Siebtheil der Bündel ist dagegen persistent und in vielen hierhergehörigen Fällen sehr ausgebildet. Diese Erscheinungen finden sich, nach den Einzelfällen mannichfach variirt, besonders auffallend in den Stengeln der Potamogetonen und den an diese sich anschliessenden submersen Pflanzen mit axilem Strang oder sehr einfachem Bündelsystem.[1]) Auch bei denjenigen dieser Formen, wo wie bei P. natans gesonderte Blattspur- und gemeinsame Stränge unterschieden werden können, gibt der Defect der Gefässe einerseits, und andrerseits die dichte Stellung der Bündel dem ganzen Bündelsystem oft eine auf den ersten Blick schwer zu entziffernde Structur, auf welche hier etwas näher einzugehen ist.

Der Verlauf der Blattspur- und der 4 stammeigenen Stränge im Stamme von Potamogeton natans und perfoliatus ist oben p. 282 beschrieben. Alle

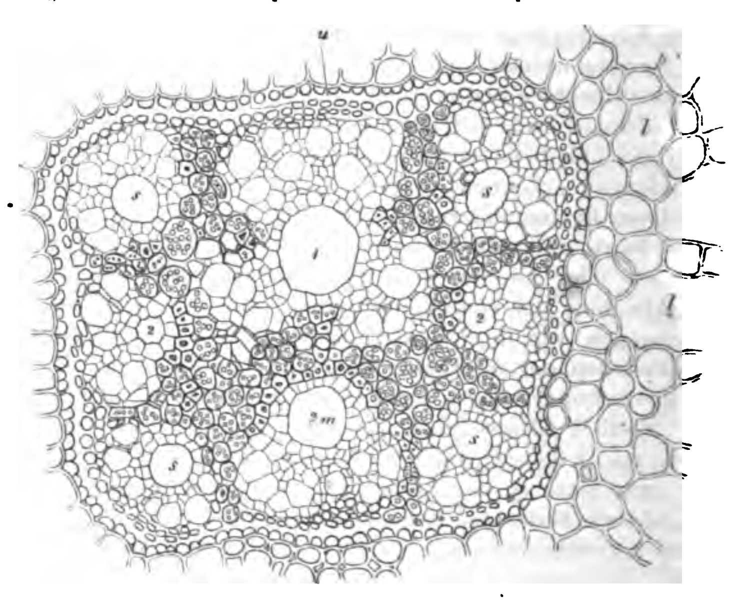


Fig. 170.

Bündel sind ihrer Anlage nach collateral und normal orientirt. Im Knoten sind alle Theile derselben persistent, durch Anastomosen frühzeitig unregelmässig verbunden. In dem ganzen Internodium dagegen schwindet von den Blattspursträngen der ganze Gefässtheil mit Beginn intensiverer Streckung und wird

Fig. 170 (145). Potamogeton natans. Axiler Gefässbündel führender Körper des Internodiums, Querschnitt. *u* einseitig verdickte (amylumhaltige) Endodermis. Aussen von derselben lacunoses (amylumreiches) Rinden-Parenchym, *l* Luftlücken. — Erklärung der Ziffern p. 282. Die zarten Gewebegruppen der bezifferten Kreise sind die Siebtheile, die weiten Maschen in denselben die Siebröhren der Bündel; die Kreise, in welchen die Ziffern stehen die — zumeist in Lücken verwandelten — Gefässtheile derselben. Zwischen den Bündeln Amylumführendes Parenchym, und Sklerenchymfasern mit engem, als dunkler Punkt erscheinendem Lumen.

1) Vgl. p. 288 und die dort citirte Literatur.

durch einen ohngefähr cylindrischen engen, von schmalen, gestreckten Zellen begrenzten Intercellulargang ersetzt.[1] Bei P. perfoliatus gilt das Gleiche auch für die 4 stammeigenen Stränge; bei P. natans dagegen sind die wenigen (1—3) Netz- und Ringtracheen dieser meistens persistent. Die Siebtheile aller Bündel sind sehr entwickelt und bleibend. Alle Bündel sind ferner einander dicht genähert, nur durch wenige Lagen amylumreicher Parenchymzellen getrennt, welche von kleinen Sklerenchymfasergruppen durchsetzt werden; und zusammengeordnet zu einem axilen, im Querschnitt rechteckigen Strange, der von dem lacunösen Rindenparenchym durch eine später sklerotische Endodermis abgegrenzt wird (Fig. 170). Innerhalb dieser steht mitten vor jeder längern Seite des Rechtecks ein Bündel: vor der einen ein grösseres, das sympodiale, von dem zweitobern Blatt herabkommende; vor der anderen ein etwas kleineres, das mediane des zum Internodium gehörigen, nächsthöhern Blattes. Mitten vor jeder kürzern Seite steht eines der seitlichen Bündel dieses Blattes; alle 4 stammeigenen vor den 4 Ecken. An dem weiten Intercellulargang des sympodialen Bündels liegt eine Siebröhrengruppe um die Aussenseite, und zwei etwas kleinere symmetrisch rechts und links von der Mitte der Innenseite. An den übrigen Bündeln wird der Intercellulargang resp. die Gefässgruppe von einer Siebröhrengruppe aussen bogig umfasst.

Bei den anderen untersuchten Potamogetonen (lucens, gramineus, densus, crispus, pectinatus, pusillus), bei Zanichellia, Althenia, Cymodocea, Zostera sind die Tracheen im Knoten persistent, im Internodium alle transitorisch. Jedem Bündel entspricht ein Intercellulargang, aussen umringt von einem Siebtheile. Wo mehrere Bündel das Internodium durchziehen, wie bei P. lucens, gramineus, densus, crispus, sind sie einander, ähnlich wie für P. natans beschrieben wurde, sehr genähert; die beiden Blattspurstränge im Internodium von P. lucens und gramineus bis zu dem Grade, dass ihre einander zugekehrten Intercellulargänge nur durch eine Zellschicht getrennt werden oder, in den allermeisten Fällen, zu einem einzigen Gang vereinigt sind.

Der einzige axile Sympodialstrang, welcher (ohne stammeigene Bündel) das Internodium im aufrechten Stengel von P. pectinatus und pusillus durchzieht (Fig. 171), hat nach Art eines concentrischen Bündels einen centralen, an Stelle der Gefässgruppe getretenen Intercellulargang und dieser wird rings umgeben von einem relativ mächtigen und grosse Siebröhren führenden, aussen durch die zuletzt sklerotische Endodermisscheide begrenzten Siebtheil.

Den letztgenannten Formen ganz ähnlich verhalten sich die Bündel in den Stämmchen von Zanichellia, Althenia, nur mit dem Unterschiede, dass der Siebtheil sehr zart und schwach ist und aus gestreckten Zellen mit wenigen undeutlichen Siebröhren besteht. Auch Elodea und Hydrilla, von denen später die Rede sein wird, schliessen sich hier an.

Die Gefässgruppen von Cymodocea aequorea[2]) und Zostera verhalten sich sowohl in den Knoten als den Internodien wie bei den Potamogetonen. Der aus dem Gefässtheil hervorgegangene Intercellularkanal liegt bei den kleinen peripherischen Bündeln an der Innenseite, aussen von ihm eine radial gestreckte,

---

1) A. B. Frank, Beitr. z. Pflanzenphysiol. p. 135.
2) Vgl. Bornet, l. c.

2—3 grosse Siebröhren enthaltende Siebgruppe; in dem stärkern axilen Bündel nimmt er die Mitte ein und hat bei Cymodocea in seiner Peripherie 4 im Querschnitt kreuzweise gestellte Siebgruppen, bei Zostera wird er, ähnlich wie bei Pot. pectinatus, von einem breiten Siebtheile rings umgeben.

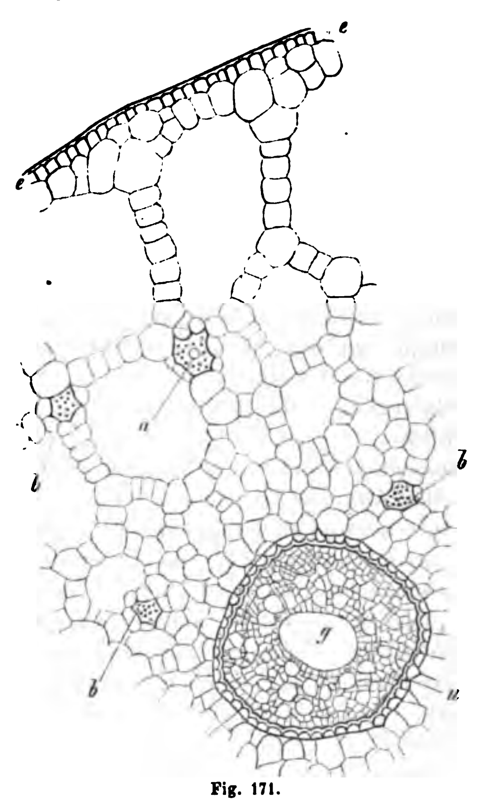


Fig. 171.

Uebergangsformen von den unvollständig **werdenden** zu den rudimentär **bleibenden** Bündeln stellen die Stämmchen der Hydrilleen und der Aldrovandia vesiculosa dar.

Elodea canadensis und Hydrilla verticillata haben einen dem von Zanichellia wesentlich gleich gebauten, axilen Strang. Die 1—2 in der jungen Stammanlage vorhandenen axilen Tracheen, von denen aus in jedes Blatt ein Zweig abgeht, werden nur unvollständig angelegt, ihre Wände nur mit Ringabschnitten verdickt, um bei Beginn intensiver Streckung überall — auch in den Knoten — zu verschwinden[1]). Aldrovandia zeigt nach Caspary ein axiles Bündel von 8—9 Ringtracheen, welche sammt ihren zu den Blättern gehenden Zweigen in den Knoten persistent sind, in den sich streckenden Internodien aber schwinden und ersetzt werden durch einen Gang, der von zartwandigen, gestreckten (nicht näher untersuchten) Elementen umgeben wird. Von **rudimentär bleibenden** Bündeln schliessen sich an die soeben besprochenen zunächst an die der Stämmchen von Ceratophyllum und Najas. Erstere sind nach Sanio ein zu allen Zeiten gefässfreier Strang, bestehend aus einem Mantel enger Siebröhren und gestreckter Zellen, zwischen welchen mehrere kleine, durch Auflösung je einer Zellreihe entstehende Intercellulargänge liegen[2]); und nach innen von diesem Mantel einige Lagen Parenchym, welche einen durch Auflösung eines mehrreihigen Zellstrangs axilen Gang umgeben. Bei Najas findet sich im fertigen

Fig. 171. Potamogeton pectinatus (80). Querschnitt durch ein Internodium des aufrechten Stengels. *g* Intercellulargang an Stelle des geschwundenen Gefässtheils; *u* einseitig verdickte Endodermis; zwischen *u* und *g* der Siebtheil mit weiten Siebröhren. Zwischen *u* und der Epidermis *e* die lacunöse Rinde. *b* Sklerenchymfaserbündel, *a* ein solches mit einer kleinen Siebröhrengruppe in seiner Mitte.

1) Caspary, Sanio, l. c. (p. 288).
2) Vgl. Frank, Beitr. p. 143.

Zustande ein ähnlicher Bau wie bei Elodea; Siebröhren werden nicht angegeben und sind zweifelhaft; der axile Canal entsteht durch Auflösung einer Reihe von Meristemzellen.

Abweichend von dem beschriebenen ist der Bau der gleichfalls rudimentär bleibenden Bündel in den submersen Stämmchen der schwimmenden Utricularien, der Lemnaceen, der Podostemmeen, der Vallisneria spiralis und den humusbewohnenden Rhizomen von Epipogon und Corallorrhiza.

Bei Utricularia vulgaris [1]) ist ein axiler ohngefähr cylindrischer Strang vorhanden, welcher in jedes der sogenannten Blätter einen Ast abgibt. Seine auf den horizontal im Wasser schwimmenden Stengel bezogen obere, kleinere Hälfte besteht aus gestreckt prismatischen, meist flachendigen collenchymatisch-dickwandigen Zellen; die untere aus grösstentheils zartwandigeren Elementen und zwar weiten Siebröhren und zahlreichen engeren, prismatischen Zellen. Nahe der Grenze zwischen Ober- und Untertheil liegt in letzterem, neben dem Centrum, eine einfache Reihe sehr langer, weiter, mit den spitzen Enden ineinander geschobener Tracheiden mit wechselnder Ring- und Spiralfaserverdickung. Bei kleinen, jüngern Exemplaren finden sich keine anderen Tracheiden. In sehr starken Stengeln dagegen fand ich seitwärts von der erwähnten, nahe der Peripherie des Bündels, eine zweite einfache oder doppelte Reihe von Ringtracheiden, welche denen der ersten gleich gebaut, aber um etwa die Hälfte enger sind. Ihre Ausbildung scheint sehr spät stattzufinden. Alle Tracheiden sind persistent, Intercellularräume in dem Bündel überhaupt nicht vorhanden.

Die Bündel im Laube von Lemna [2]) bestehen bei den einheimischen Arten aus einer dünnen Ringtracheidenreihe, welche von einer bis wenigen Lagen gestreckter Zellen umgeben ist. Spirodela polyrrhiza hat statt einer mehrere Tracheidenreihen nebeneinander; bei Lemna valdiviana dagegen unterbleibt die Ausbildung der Tracheiden. — Der Mangel jeglicher Gefässbündel bei den Wolffien wurde schon oben erwähnt.

Die noch der genauen Untersuchung sehr bedürftigen Bündel der Podostemmeen bestehen nach Tulasne's kurzer Angabe [3]) aus einem Faserbündel mit einigen kleinen Ringgefässen, welch' letztere in alten Stengeln manchmal fehlen und durch eine Lücke ersetzt sind. Auch Vallisneria ist noch genauer zu untersuchen.

Der axile Strang im Rhizom von Corallorrhiza enthält in seiner Mitte zwei mehrreihige Stränge eng- und quermaschiger Netztracheiden, von denen die einfachen Bündel für die zweizeiligen Blattrudimente sich abzweigen. Im übrigen besteht er aus gestreckten, meist dünnwandigen Elementen, welche noch näherer Untersuchung bedürfen. Im Rhizom von Epipogon besteht derselbe, soweit die Untersuchungen reichen, nur aus gleichartigen, mässig gestreckten, schräg endigenden, zartwandigen Zellen. —

In den Wurzeln der im Stengel mit unvollständigen, oder mit kleinen, gangführenden Bündeln versehenen wasserbewohnenden Pflanzen können die allerdings hier immer schwach entwickelten Bündel complet, mit persistentem, nach dem radialen Wurzeltypus

1) Vgl. van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. X, p. 54.
2) Hegelmaier, Lemnaceen p. 48.
3) Archives du Muséum d' hist. nat. Tom. VI, p. 4.

gebautem Gefässtheil versehen sein, z. B. Potamogeton lucens[1]). In der Regel aber werden sie auch hier entweder durch Schwinden der Gefässe, an deren Stelle Intercellulargänge auftreten, unvollständig oder bleiben rudimentär.

Ersteres erfolgt in den Wurzeln durchschnittlich langsamer, die Gefässe persistiren länger als in dem zugehörigen Stengel. Der Bau des Wurzelstranges (Pericambium, alternirende Gefäss- und Siebstrahlen) behält dabei die typische Beschaffenheit, wenn auch die Zahl sowohl der einzelnen Strahlen als auch der einen jeden zusammensetzenden Elemente eine niedrige, erstere auf 4 bis 2, letztere oft auf 1 reducirt ist. Die fertige Wurzel hat daher den typischen Bündelbau, mit der Ausnahme, dass statt der 2—4 durch je ein Gefäss repräsentirten Gefässstrahlen und statt des in manchen Fällen die Strahlen verbindenden grossen centralen Gefässes je ein Intercellulargang vorhanden ist; z. B. Aponogeton, Alisma, Hydrocleis (van Tieghem).

Bei Elodea canadensis findet das Schwinden der 4—5 peripherischen und des von ihnen durch eine Ringschicht von Parenchym getrennten grösseren centralen Gefässes wie im Stengel derselben Pflanze schon unmittelbar nach der ersten, unvollständigen Anlage statt.

Von den andererseits rudimentär bleibenden Wurzelsträngen schliessen sich die von Najas hier an. Sie bestehen aus zwei Schichten gestreckter zarter Zellen und diese umgeben einen axilen Gang, welcher durch Auflösung einer Meristemzellreihe entsteht.

In der Wurzel von Vallisneria ist, nach van Tieghem, nur eine einen axilen Gang umschliessende und von der Endodermis umschlossene Ringschicht gestreckter Zellen als Bündelrudiment vorhanden. Der zarte Strang in der Wurzel der Lemna-Arten zeigt im Querschnitt im wesentlichen denselben Bau; die Mitte desselben wird nach Hegelmaier von einer Zellreihe (nicht von einem Gang) eingenommen. Spirodela polyrrhiza zeigt dasselbe Verhalten, jedoch mit dem Unterschied, dass die Zellreihe in der Mitte zu einer persistenten Reihe enger Ringtracheiden ausgebildet ist.

II. Gefässbündelenden und Verbindungen.

Die Enden der Gefässbündel liegen, wie oben § 91 gezeigt wurde, in den Laubausbreitungen und der Rinde mancher Pflanzen, theils als innere, im Parenchym aufhörend oder Anastomosen bildend, theils als peripherische im Rande oder in der Fläche der Blätter; bei den p. 303 beschriebenen Cyatheaceen-Stämmen auch in der Tiefe des Markes.

Mit den letzten Verzweigungsordnungen nimmt die Stärke der Bündel durchschnittlich ab, indem sich sowohl die Zahl als die Grösse ihrer Formelemente vermindert; an den äussersten freien Enden tritt zuletzt oft — nicht immer — wieder eine Verbreiterung ein. Gefässtheil und Siebtheil verhalten sich dabei ungleich. Deutlich charakterisirte Siebröhren sind in den stärkeren Bündeln des Laubes, z. B. denen der Blattnerven, allerdings vielfach noch vorhanden; in den letzten Verzweigungsordnungen findet man sie nicht mehr, diese bestehen entweder nur aus Tracheen oder aus solchen und sie begleitenden zarten, gestreckten Zellen, von welchen die Siebröhrenstructur nicht mehr erkennbar ist. Wo und wie die Siebröhren aufhören und endigen, ist bis jetzt nirgends deutlich unterschieden und verdient genauer untersucht zu werden. Die Tracheen bilden immer die directe Fortsetzung des Gefässtheils der stärkeren Bündel.

Die letzten inneren Enden und Anastomosenzweige der Bündel bestehen nur aus einer oder wenigen Reihen kurzer Tracheiden mit enger

1) van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. XIII, p. 164, pl. VI.
2) Siehe Hanstein, Milchsaftgefässe p. 16.

Spiralfaser- oder engquermaschiger Netzfaserverdickung; manchmal mit streckenweise ganz glatter, gleichsam unfertig aussehender Wand, z. B. im Blatte von Chamaedorea-Arten, Zea Mais (Fig. 175). Ob in den Reihen Gefässperforationen vorkommen, ist mindestens zweifelhaft und nicht leicht zu entscheiden.

Die angegebene Verbreiterung der Endigungen kommt entweder durch die Verbreiterung der einzelnen Tracheiden oder durch Vermehrung ihrer Reihenzahl zu Stande. Die dem Parenchym angrenzenden Endflächen der Tracheiden sind meist scharf quer oder schräg abgeschnitten. Durchgreifende Verschiedenheiten nach den einzelnen Hauptformen des Bündelverlaufs und den grossen Abtheilungen des Systems sind nicht zu bemerken, nur dass im Allgemeinen die Stärke der einzelnen Endzweige mit der Reichlichkeit der Verzweigung

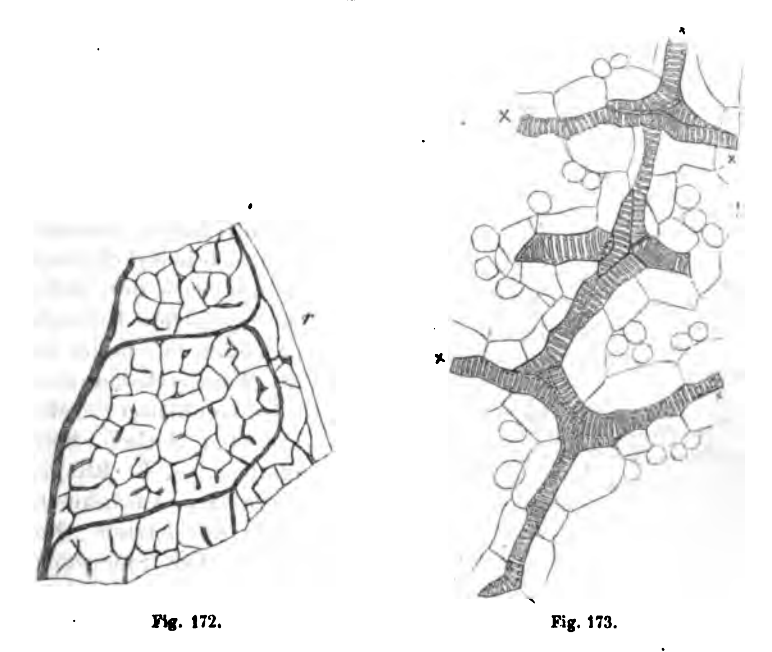


Fig. 172. Fig. 173.

abnimmt. Bei den untersuchten Farnen sind daher die relativ wenig zahlreichen letzten Auszweigungen verhältnissmässig stark, mehrreihig, in dem reich netzaderigen und mit innern Enden versehenen Dicotyledonenlaub sind die Bündel zuletzt gleichsam aufgelöst in einzelne oder stellenweise doppelte tracheale Reihen, welche mit kurzen Zweigen frei endigen (Fig. 172, 173). Die Querästchen der meisten Monocotyledonenblätter bestehen aus einer oder ganz wenigen Reihen trachealer Elemente (Fig. 174, 175). Als Ausnahme von der

Fig. 172. Psoralea bituminosa (40). Letzte Bündelverzweigungen in einem Stücke eines Blättchens. Bei r der Rand dieses letztern.

Fig. 173 (225). Letzte Gefässbündelverzweigungen aus der Blattlamina von Psoralea bituminosa: verzweigte Tracheidenreihen, die mit x bezeichneten Enden abgerissen, die anderen frei aufhörend. Die ganze verzweigte Reihe wird von grossen chlorophyllführenden Zellen umgeben; aussen von diesen die runden Querschnittsumrisse einiger Zellen des dichten (Pallisaden-) Blattparenchyms.

Regel ist das Blatt von Welwitschia zu nennen, indem seine sehr zahlreichen Querästchen (vgl. Fig. 145, p. 314), soweit bestimmbar, den Bau completer, mit vielreihigem Gefäss- und Siebtheil versehener Gefässbündel haben und nur die kurzen, dicken, frei endigenden Zweige, welche theils von den Winkeln der Querästchen, theils auch direct von den Längsbündeln entspringen, ausschliesslich aus Tracheiden bestehen, die sich zwischen die Elemente des umgebenden Parenchyms einschieben.

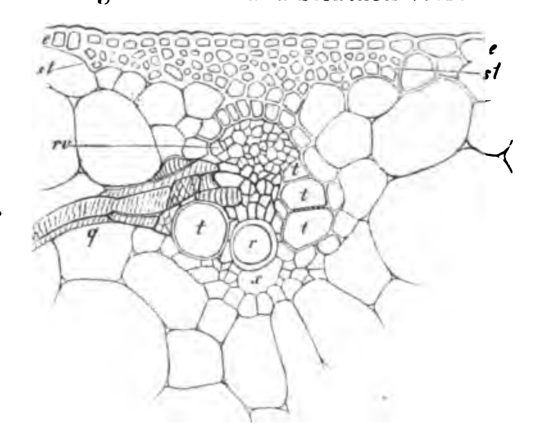


Fig. 174.

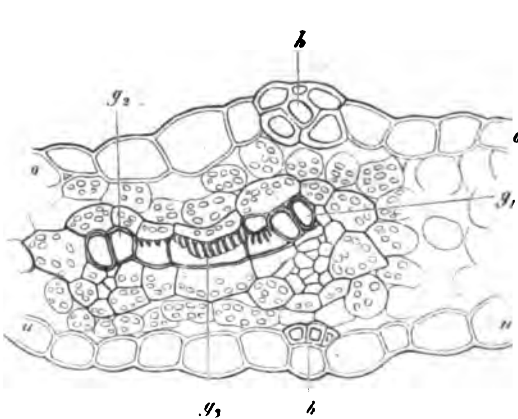


Fig. 175.

Wie schon aus dem Angegebenen hervorgeht, grenzen die letzten Gefässzweige vielfach direct an das (bei den Laubausbreitungen chlorophyllhaltige) Parenchym, dessen Elemente nur soweit sie mit dem trachealen in unmittelbarer Verbindung stehen, sich in ihrer Form einerseits diesen, nach der anderen Seite den typischen Parenchymzellen anschliessen. Regel ist dies für die Monocotyledonen- und Dicotyledonenblätter; selten findet sich bei derben Monocotylenblättern, z. B. Rhapis, Vanda furva der Ausnahmefall, dass auch die letzten Querästchen von derben Sklerenchymscheiden ringsum eingeschlossen sind. In den Farnblättern sind die Bündelzweige, soweit untersucht, immer von einer bis wenigen Lagen gestreckter chlorophyllfreier Zellen

Fig. 174. Zea Mais (145). Querschnitt durch eine schwache (untere) Blattscheide, etwa 2cm höher als Fig. 151, p. 344. *e* Epidermis der Aussenfläche, angrenzend nach innen an ein hypodermes Sklerenchymfaserbündel, *st*. An dieses innen angesetzt eines der kleineren longitudinalen Gefässbündel. *r* Ringgefäss. *x* Luftlücke. *t—t* Tüpfelgefässe. Aussen von *tt* zunächst (derber contourirt) enge Netz- und Tüpfelgefässe, dann der Siebtheil *rv*. *q* Querästchen, von den Tracheen des Gefässbündels entspringend, nur aus einigen Tracheidenreihen bestehend.

Fig. 175. Querschnitt durch die Blattlamina einer jungen Pflanze von Zea Mais (375). *o* Epidermis der oberen, *u* der unteren Fläche. *h* hypoderme Sklerenchymstränge. g_1 und g_2 zwei kleine longitudinale Gefässbündel, quer durchschnitten, g_1 mit drei, g_2 mit zwei engen Gefässen, beide mit kleinem, in g_2 nur aus drei Elementen bestehendem Siebtheil. g_3 Verbindungs-Querast zwischen g_1 und g_2, aus einer partiell faserig verdickten Tracheidenreihe bestehend, und gleich den 2 Längsbündeln von chlorophyllführendem Parenchym direct umgeschlossen.

umscheidet[1]), von denen die äussere vielfach bis unmittelbar an die freien Enden den Bau einer Endodermis hat. An den freien Enden selbst gehen die Tracheidenreihen durch Vermittlung einiger langgestreckter glattwandiger Zellen in das Chlorophyllparenchym über.

Für viele Bündelenden, welche nach ihrer örtlichen Stellung periphe-rische genannt werden müssen, sind keine wesentlichen Verschiedenheiten von den innern zu erwähnen. Besonderheiten zeigt dagegen der Bau in jenen zahlreichen Fällen, wo sie zu jenen im 1. Capitel beschriebenen Epidermisstellen verlaufen, welche durch Wasserporen und Wasserfiltration, Kalkabscheidung oder durch drüsige Structur und Secretion ausgezeichnet sind.

Von den hierhergehörigen Fällen schliessen sich zunächst die Bündelenden in den Wasser und Kalk abscheidenden Grübchen der Farnblätter (p. 113) nahe an die inneren Enden dieser Blätter an.[2]) Sie sind kolbig angeschwollen in Folge plötzlicher Vermehrung von Zahl und Breite der Tracheiden, diese sehr kurz, eng netzförmig-getüpfelt oder spiralfaserig. Eine bis zwei Lagen zarter Zellen umscheiden das ganze Bündelende und trennen dasselbe von der zartwandigen Epidermis des Grübchens.

Im Bau am nächsten stehen den soeben besprochenen die gleichfalls dicht unter eigenartig beschaffenen Epidermisstücken gelegenen Bündelenden der Blattzähne von Drosera und der Innenfläche der Blattkannen von Nepenthes.

Das Blatt der Drosera-Arten (speciell Dr. rotundifolia) hat an dem Rande und auf seiner ganzen obern Fläche zahlreiche fadenförmige Zähne mit verbreiterten Enden.[3]) Die der Fläche sind, abgesehen von Differenzen der Länge, untereinander gleich: fadenförmige etwas conisch verjüngte, am Ende aber zu einem ohngefähr eiförmigen Kolben angeschwollene Fortsätze. Diese bestehen aus einigen Lagen langgestreckter Zellen, in deren Mitte ein, selten zwei, von dem Bündelnetze der Blattlamina abgezweigtes enges Spiralgefäss — oder, was ich nicht entscheiden will, eine Tracheidenreihe — gerade verläuft, und welche von einer ebenfalls gestrecktzelligen einfachen Epidermisschicht bedeckt werden. Das Spiralgefäss tritt in der Mitte des kolbigen Endes in eine die Hauptmasse dieses bildende, im Ganzen eiförmige Gruppe eng verbundener kurzer Netz- und Spiraltracheiden. Die das Gefäss umgebende Zellschicht hört unter der Mitte der Tracheidengruppe auf, in der Fig. 176 dargestellten Form. Die Epidermis wird beim Uebergang in den Kolben erst kurzzellig, und setzt sich dann plötzlich fort in die dreischichtige Bekleidung der Kolben-Oberfläche, welche, wie Warming gezeigt hat, theils aus der primären Epidermis, theils aus der unter dieser gelegenen Meristemschicht entsteht. Die innerste Lage dieser Bekleidung bildet eine glockenförmige einfache Schicht vorwiegend längsgestreckter Zellen, welche oben und

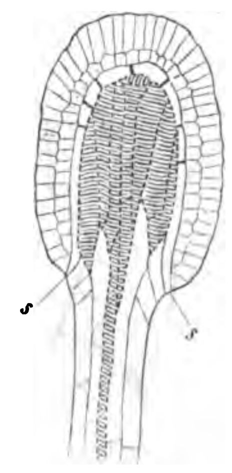


Fig. 176.

Fig. 176 (145). Drosera rotundifolia. Ende eines Zahns von der Blatt-Oberseite. Axiler Längsschnitt. *s—s* die glockenförmige, das Bündelende direct umgebende Schicht. Ihre untersten, sehr langen, mit der schmalen Aussenwand in der Epidermisfläche stehenden Zellen gehören, wie Warming gezeigt hat und der Augenschein lehrt, der primären Epidermis an;

1) Vgl. Mettenius, Fil. hort. Lips. p. 9. 2) Mettenius, l. c.

3) Vgl. Meyen, Secretionsorgane p. 51. — Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. III. — Nitschke, Bot. Ztg. 1861, No. 22, 33 etc. — Martinet, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XIV. — Warming, l. c. Vgl. oben p. 61. — Darwin, Insectivorous plants. —

ein von der Mitte des Blattes kommendes und jederseits ein bis mehrere marginale nach dem Epithem zu convergiren und in dessen Umkreis endigen. Beide Fälle, gemeinsame und einzelne Epitheme finden sich oft neben einander, z. B. in den Crassula-Blättern, den Randgrübchen des Blattes von Saxifraga Aizoon. elatior u. Verw. (vgl. Unger, l. c.)

In den § 8 erwähnten Grübchen oder Flecken der Blattfläche gewisser Ficus-Arten, welchen die Gefässbündelenden mit Unrecht abgesprochen worden sind, den drüsigen Enden der Blattstielanhänge von Passifloren, Malpighiaceen z. B. Stigmaphyllum, Amygdaleen, den drüsigen Prominenzen oder Einsenkungen von Acacien laufen in ein unter der Epidermis liegendes Epithem kurzgliedrige divergente Tracheenreihen, welche je nach dem einzelnen Fall einem oder mehreren Bündeln angehören oder auch in manchen Fällen ebensogut für ein Bündel wie für mehrere gehalten werden können.

In den Grübchen der Ficus-Blätter liegt, nach Untersuchungen an F. neriifolia und diversifolia, unter der Epidermis eine scheibenförmige Epithemgruppe entweder über einem Knoten des Gefässbündelnetzes oder über einem einzelnen Bündel dieses. In dem ersteren Falle lösen sich die in dem Knoten zusammenstossenden Gefässbündelchen nach der Seite des Grübchens zu gleichsam auf in zahlreiche gegen dieses hin gerichtete kurze Tracheidenreihen; in dem anderen Falle zweigt sich ein Büschel Tracheiden von dem Bündel ab und tritt in das Epithem ein.

Auch die drüsigen Flecke auf der Blattunterseite von Prunus Laurocerasus liegen über einem Knoten oder einer engen Masche des Bündelnetzes und von diesem zweigen sich in das unter der drüsigen Epidermis gelegene Epithem einige, nicht zahlreiche Gefässe resp. Tracheiden ab.

In die cylindrischen, mit einer concaven drüsigen Fläche endigenden Anhänge oder Zähne des Blattstiels von Passiflora caerulea und Verw. tritt ein unter dem Epithem endigendes Bündel ein. Aehnlich verhält es sich in den Blattstielanhängen der Amygdaleen. In die breiten runden Blattstielanhänge von Stigmaphyllum ciliatum treten mehrere zu der drüsigen Endfläche verlaufende Bündel.

Bei den Acacien verhalten sich die drüsigen Flecke der Blattstielbasis nach den Arten sehr verschieden (vgl. p. 102). In die längliche, warzenförmige Prominenz der Blattstielbasis von A. lophantha tritt eine Mehrzahl hie und da netzförmig verbundener Bündelchen ein, gegen die freie Fläche laufend und hier im Epithem endigend. Unter der flach warzigen Prominenz am oberen Rande der Phyllodienbasis von A. marginata, A. calamifolia zweigen sich von den hier verlaufenden Strängen des Bündelnetzes zahlreiche einzelne kurze Tracheen ab, ohne in gesonderte Bündel vereinigt zu sein, gegen den Epithemkörper sich wendend und hier endigend. Das Gleiche sieht man hie und da am Grunde der drüsigen Tascheneinsenkungen von A. latifolia und Verwandten, doch sind die Gefässabzweigungen hier spärlich und sehr kurz, dagegen grenzen die starken Gefässtheile des Bündelnetzes vielfach direct an das Epithem.

Was die Eigenschaften der Epithemgruppe betrifft, so verdient dieselbe in vielen Fällen kaum einen eigenen Namen, indem sie nichts weiter ist als ein kleinzelliges Parenchym, welches einerseits unmittelbar übergeht in das übrige, grosszelligere Parenchym des Glieds, andrerseits in die interstitialen Zellen des Bündelendes. So z. B. in den drüsigen Blattstielanhängen der Passifloren und in den allermeisten Blattenden und Blattzähnen. Hier ist das Epithem von dem lacunösen Chlorophyllparenchym ausgezeichnet durch geringere Grösse seiner Zellen und durch geringen, selbst mangelnden Chlorophyllgehalt, die von ihm eingenommenen Stellen von der grünen Blattfläche daher durch ihre bleiche Färbung unterschieden. Es geht nach allen Seiten ganz allmählich in das gross-

zellige Chlorophyllparenchym über; die Wasserporen der Epidermis führen unmittelbar in seine Intercellulargänge. In den Blattzähnen von Papaver orientale finden sich selbst alle Uebergangsformen zwischen den Parenchymzellchen des Epithems und den Tracheiden des Bündelendes. Je nach Gestalt und Grösse der Bündelenden und Blattzähne haben diese Epitheme sehr verschiedene Form und Ausdehnung; in den schmalen Blattenden und Zähnen von Fuchsia, Callitriche[1]), Primula sinensis z. B. sind es ganz kleine, im Durchschnitt nur wenige Zellen zeigende Körper, unmittelbar unter der grossen Spaltöffnungshöhle gelegen, welche zu der das Ende einnehmenden Wasserspalte gehört. In den breiten Blattzähnen von Papaver, Brassica, den Kerben von Tropaeolum ist die mehrere Bündelenden aufnehmende Epithemgruppe eine bis gegen 1^{mm} breite vielschichtige, kleinzellige Parenchymmasse.

Auf der anderen Seite aber laufen viele Bündelenden in scharf unterschiedene und abgegrenzte Epitheme aus. Beispiele hierfür sind die Grübchen der Blätter von Ficus-, Crassula-, Saxifraga-Arten, die drüsigen Blattstielanhänge der Acacien u. a. m. An den p. 56 bezeichneten Stellen der Blätter von Crassula-Arten und Rochea coccinea (Fig. 180—182) läuft unter den Epidermis-

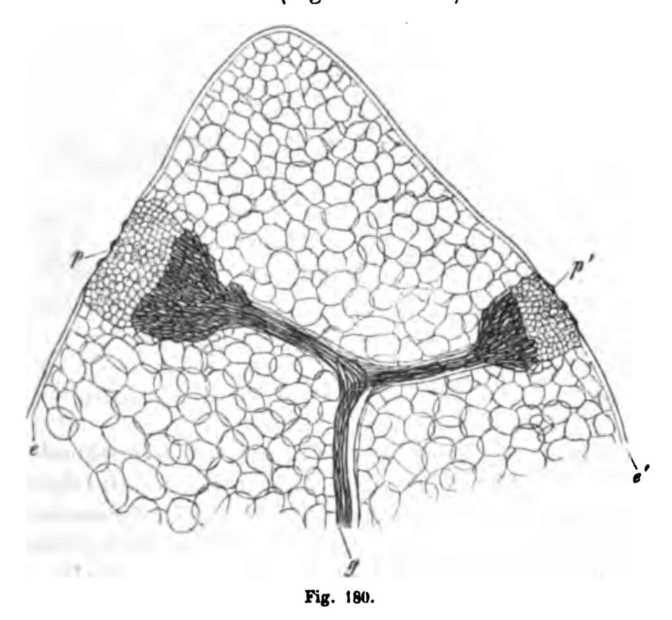


Fig. 180.

grübchen je ein starkes Bündel senkrecht gegen die Fläche, eine Strecke weit innerhalb dieser mit conischer oder hohlkegeliger Erweiterung endigend. Auf oder in dieser Erweiterung sitzt ein Epithemkörper von je nach der Species

Fig. 180. Crassula arborescens, Längsschnitt senkrecht zur Blattfläche durch die Spitze eines Blattes. Vergr. 30—40. *e—e'* Epidermis, *g* Gefässbündel, in zwei Zweige gespalten, welche mit breit conischen, aus kurzen Tracheiden bestehenden Enden unter kleinzelligem Epithem aufhören, der eine bei *p* auf der oberen, der andere bei *p'* auf der unteren Blattfläche.

1) Borodin, l. c. vgl. p. 75.

ovaler oder länglicher Gesammtform, welcher bis zu der wasserporenführenden Epidermis reicht. Seine Zellen sind durchschnittlich etwa fünfmal kleiner als die des umgebenden Chlorophyllparenchyms, rundlich oder gleichsinnig mit den Gefässelementen wenig gestreckt, mit wässerig-farblosem Inhalt. Sie sind untereinander fast lückenlos verbunden, auch die Lücken unter den Wasserspalten sind klein. In den Blattgrübchen der obengenannten Saxifragen verbreitert sich das Gefässbündelende in ein grosses Epithem von der ohngefähren Form eines mit seiner Basis der Grübchenepidermis aufsitzenden Kegels. Der Bau desselben ist dem von Crassula sehr ähnlich, seine Zellen den Tracheen

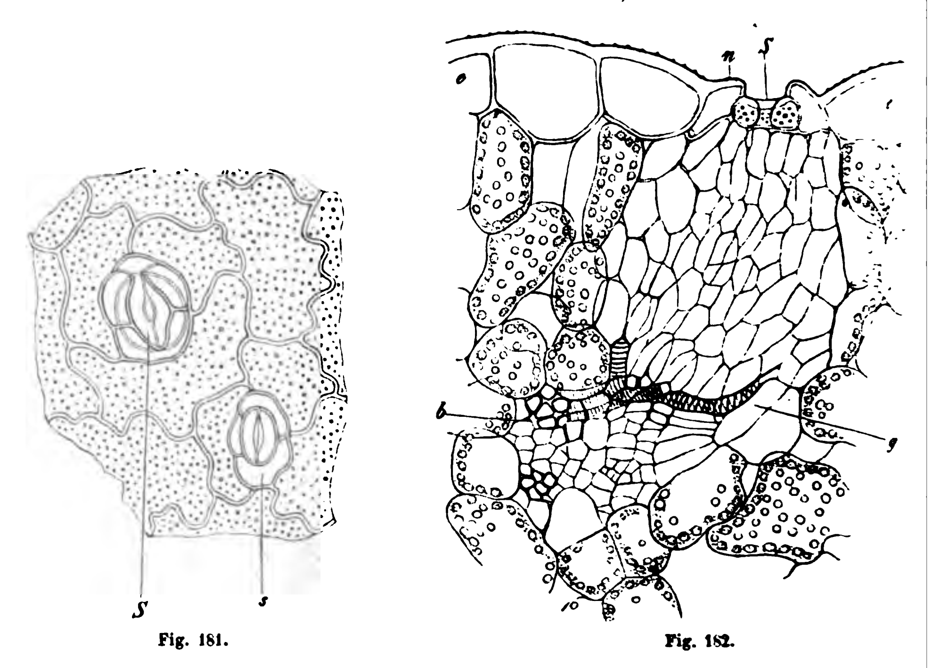


Fig. 181. Fig. 182.

gleichsinnig gestreckt; der ganze Körper gleich den Gefässbündeln selbst von einer Lage sehr gerbstoffreicher Zellen umscheidet. — Die Artheme in den Ficusgrübchen haben eine ohngefähr scheibenförmige Gesammtgestalt, sind rundzellig, im übrigen denen von Crassula ebenfalls ähnlich gebaut. Auch von den unter den drüsigen Hautstellen liegenden gilt im allgemeinen das Gleiche. In wieweit die Inhaltsbeschaffenheit ihrer Zellen bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten zeigt, bleibt noch näher zu untersuchen.

Fig. 181, 182. Rochea coccinea (200). Fig. 181. Epidermisstückchen vom Blattrand. *S* Wasserspalte, *s* Luftspalte, mit Nebenzellen. Die zerstreuten Punkte sind warzenförmige Vorsprünge der Aussenwände. Fig. 182. Senkrecht zur Blattfläche geführter Durchschnitt durch den Blattrand. *e—e* Epidermis. *S* Wasserspalte, *n* Nebenzelle. *b* stärkeres Gefässbündel, quer durchgeschnitten; die derber und doppelt contourirten Maschen sind die Durchschnitte von Tracheenbündeln, welche zu benachbarten laufen; die zarteren die sie begleitenden Elemente. Ein kurzer Strang geht von *b* ab und läuft nach *S* zu, die Tracheiden aus welchen er besteht, divergiren und umfassen die zwischen *b*, *g* und *S* gelegene zartzellige Epithemgruppe. Ringsum grosszelliges Chlorophyllparenchym.

§ 112. Den Blättern der Coniferen mangeln, wie oben angegeben, die feineren Verzweigungen der Bündel; sie werden durchzogen von einer Mehrzahl annähernd gleichstarker, oder in den meisten Fällen von einem einzigen medianen; bei den meisten Abietineen von einem Paare median dicht neben einander laufender, von einander nur durch eine bis zwei Lagen gestreckter Zellen (z. B. Abies excelsa, pectinata, Pinsapo, Cedrus Libani, Pinus Pinaster, Laricio) oder durch einen starken Strang Sklerenchymfasern (Pinus silvestris) getrennter Bündel. Die Bündel sind collateral und normal orientirt. Gegen das Ende hin sind sie verjüngt, Gefäss- und Siebtheil nehmen ab, derart, dass die letzte Endigung auch hier nur aus einer oder einigen Reihen kurzer Tracheiden besteht. Sie sind dadurch ausgezeichnet, dass innerhalb der Blattlamina, gleichsam zum Ersatz der feineren Verzweigungen, der Rand des Gefässtheils seiner ganzen Länge nach in einen aus Reihen kurzer Tracheiden bestehenden, in das Blattparenchym eingeschobenen Saum ausgebreitet ist. Dieser von Frank bei Taxus zuerst genau beschriebene[1], später von Mohl[2]) allgemeiner nachgewiesene, unter den mir bekannten Formen nur bei Larix europaea fehlende oder wenigstens höchst schwache Tracheidensaum entspringt bei den Abietineen nur von den äussern, einander abgekehrten Rändern der paarigen Bündel, bei den übrigen untersuchten Formen von beiden Seiten eines jeden. Er sitzt dem Rande des Gefässtheils an mittelst einer oder zwei, durch Parenchymzellen mehr oder minder reichlich unterbrochener Tracheidenlängsreihen, und ragt von hier aus jederseits in das umgebende Parenchym; bei den meisten Arten in Form einer Platte, welche entweder eben oder wenig gekrümmt ohngefähr der Richtung der Blattflächen folgt (Taxus, Cephalotaxus, Torreya, Taxodium sempervirens, Cunninghamia (Fig. 183), Juniperus (Fig. 184), Thuja, Thujopsis, Ginkgo), oder von jeder Seite her um den Körper des Gefässbündels gebogen ist, von diesem und von der anderseitigen Platte nur durch wenige Parenchymzellreihen getrennt. Und zwar ist der Saum um den Gefässtheil gekrümmt bei Sciadopitys, Araucaria brasiliensis, Cryptomeria, Dammara; um den Siebtheil bei Abies pectinata und Pinsapo. Bei Abies excelsa und den Kiefern (P. silvestris, Laricio) ist er jederseits an seiner Ansatzstelle gleichsam in 2 Platten gespalten, welche sich in noch näher zu beschreibender Weise die eine um den Gefässtheil, die andere um den Siebtheil krümmen, derart, dass das Bündelpaar ringsum von dem Tracheidensaum umzogen wird.

Die Tracheidenplatten sind in manchen Fällen, besonders bei Podocarpus Meyeriana Endl., in jedem Querschnitte überall nahezu gleichdick; in den übrigen genannten ausser Abies excelsa und den Kiefern an ihrem äussern, d. h. dem Gefässbündel abgekehrten Rande, in Folge von zunehmender Weite und Lagenzahl ihrer Elemente, dicker als an dem innern ansitzenden; oft bis zu dem Grade, dass ihr Querschnitt keilförmig wird, z. B. Taxus, Podocarpus Thunbergii.

Die Tracheiden des Saumes sind im allgemeinen sowohl der Länge als der Breite des Blattes nach in ziemlich regelmässige Reihen geordnet, welche vielfach durch Parenchymzellen ausgefüllte Lücken zeigen, übrigens alle streckenweise untereinander in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Ihre Gestalt ist

1) Bot. Ztg. 1864, p. 167, Taf. IV.
2) Ibid. 1871, p. 10. — Mohl nennt den Tracheidensaum Transfusionsgewebe.

an dem innern, dem Gefässtheil des Bündels ansitzenden Rande denen des letzteren ähnlich, also gestreckt; jedoch sind sie durchschnittlich kürzer und weiter und mit wenig schrägen, selbst horizontalen Endflächen versehen. Mit der Entfernung von dem Innenrande nimmt ihre Länge rasch ab und die Weite zu, so dass sie im äussern Theile des Saumes nicht länger, oft selbst kürzer als breit, in Gestalt und Grösse den angrenzenden Parenchymzellen ähnlich sind.

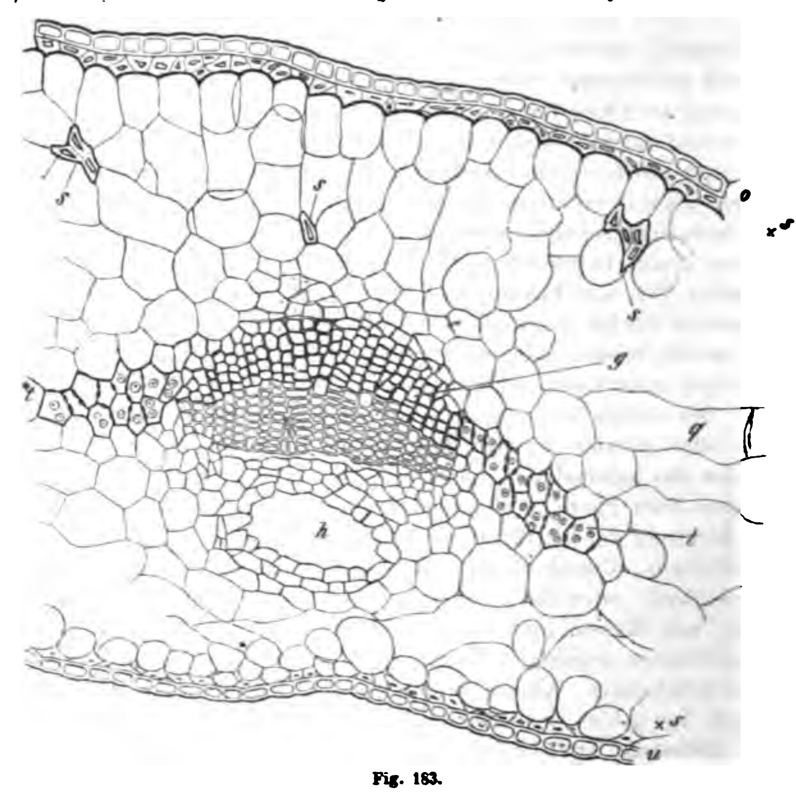


Fig. 183.

In besonderer Form treten diese Verhältnisse auf bei Podocarpus Meyeriana, Thuja gigantea, und bei den Kiefern und Abies excelsa. Bei ersterem Baume ist der Saum sehr breit, er springt in Form eines flachen Flügels tief in die Mitte jeder Blatthälfte ein. Seine Tracheiden sind mit Ausnahme der innersten auf die Durchmesser der Blattfläche bezogen) viel breiter als lang, mit ihrem grössten Durchmesser also gegen den Blattrand gerichtet; sie bilden gegen diesen laufende, vielfach unterbrochene und andrerseits in Berührung stehende Reihen, welche ein engmaschiges Netz einreihiger Gefässbündelenden genannt werden könnten.

Fig. 183. Cunninghamia sinensis. Querschnitt durch das Blatt (220). *u* untere, *o* obere Fläche; *h* Harzgang, $_{+}s$ hypoderme, *s* im Parenchym zerstreute Sklerenchymfasern. *g* Gefässtheil des medianen Bündels, *t* dessen Tracheidensaum. Unten, gegen den Harzgang zu, der zartwandige Siebtheil; der weisse Streif an seiner Grenze gegen das den Harzgang umgebende Parenchym ist das zusammengedruckte Primordialgewebe des Siebtheils. *q* quergestreckte Parenchymzelle der Blattmitte.

In dem scheidig verwachsenen Grunde der flachen Blattpaare von Thuja gigantea verbreitert sich der Tracheidensaum jedes Blattes zu einem niedrigen Flügel, welcher zu dem des anderseitigen Blatts verläuft und sich mit ihm zum Quergürtel vereinigt.

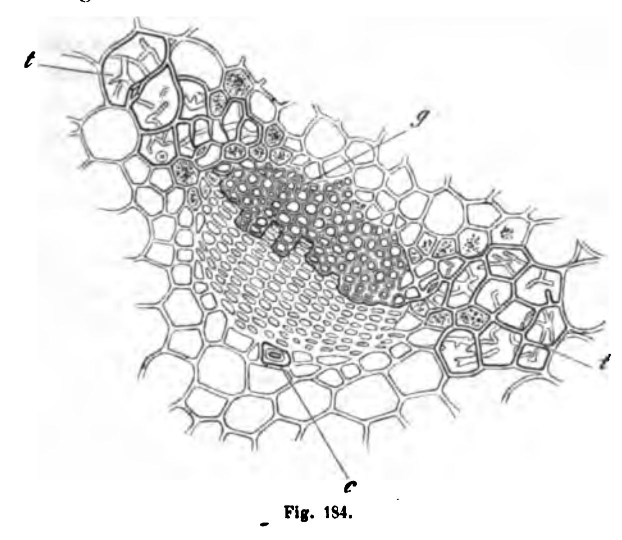


Fig. 184.

Bei den letztgenannten Abietineen[1]) liegt das Gefässbündelpaar in einem chlorophyllfreien, etwa cylindrischen Mittelstück des Blattes, welches von dem umgebenden Chlorophyllparenchym durch eine etwas derbwandigere Parenchymscheide getrennt wird. Vgl. Fig. 185. Durch das ganze Mittelstück sind Reihen von Tracheiden vertheilt, welche nach allen Richtungen abwechselnd mit einander zusammenhängen und von Parenchymreihen und einzelnen Sklerenchymfasern unterbrochen werden; mit dem Rande des Gefässbündels stehen sie in der oben beschriebenen Weise in Verbindung.

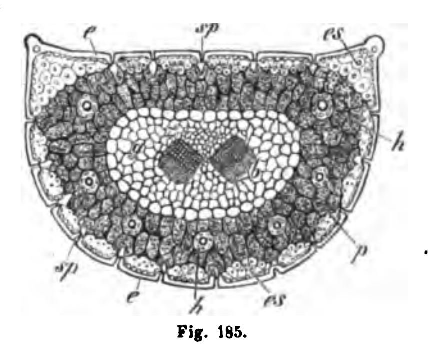


Fig. 185.

Die Breite und Dicke des Tracheidensaumes ist bei den letztgenannten Abietineen nicht näher zu bestimmen als durch die Angabe, dass das farblose Mittelstück des Blattes rings um das Gefässbündelpaar 2—5 Zellschichten stark ist. Für

Fig. 184. Juniperus communis (225). Medianes Gefässbündel des Blattes. *g* Gefässtheil. *c* einzelne Sklerenchymfaser an der Aussengrenze des Siebtheils. *t* Saum aus Tracheiden mit Hoftüpfeln und Querbalken. Die neben und zwischen letzteren befindlichen Parenchymzellen körnig-punktirt.

Fig. 185. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster (50). *e* Epidermis; *es* hypodermne Sklerenchymfaserstränge; *h* Harzgänge; *p* Chlorophyllparenchym. *g—b* farbloses Gewebe der Blattmitte, die zwei Gefässbündel enthaltend. Aus Sachs, Lehrb.

1) S. Hartig, Naturgesch. d. forstl. Culturpflanzen.

die übrigen Fälle, wo er schärfer umgrenzt ist, kann seine Breite als der des Gefässbündels durchschnittlich gleich, die Zahl der Tracheidenreihen in der Breiterichtung auf etwa 5—8 angegeben werden. In der auf diese senkrechten Richtung der Dicke beträgt die Zahl der Reihen in dem stärksten äussern Theile meist durchschnittlich 4—5, seltener bei breiterem Saume nur 1—2 (Cunninghamia, Cedrus, Juniperus communis). Ganz schwach, im Querschnitt nur 1—3 Tracheiden zeigend, ist der Saum bei Ginkgo, Prumnopitys. Bei der öfters erwähnten Podocarpus Meyeriana andrerseits ist er 1—2 Lagen dick, aber durchschnittlich 15 Reihen breit, in dem oben erwähnten Querflügel des scheidigen Blattgrundes von Thuja gigantea 25 bis 30 Reihen. Am Ende des Bündels geht der kurzgliedrige, äussere Rand des Saumes direct über in die das Ende selbst bildenden kurzen Tracheiden.

Die Structur der Tracheiden selbst ist im allgemeinen die im Cap. IV für diese Gewebeform angegebene. Als Inhalt fand ich im lebenden Blatte immer Wasser, nicht Luft. Ihre verholzte Wand schliesst sich ihrem Bau nach im allgemeinen an die derjenigen spindelförmigen Tracheiden an, welche den Rand und die äussere Region des zugehörigen Gefässtheils bilden, und ihrem Bau nach denen des secundären Holzes der Species gleich oder ähnlich sind. Sie hat in den meisten Fällen die bei den Coniferen allverbreiteten, grossen, runden Hoftüpfel, vgl. Fig. 183. Im Uebrigen ist sie bei vielen Formen glatt und dünn Abietineen, Cunninghamia-, Thuja-Arten, vielfach auch bei Araucaria imbricata, brasiliensis, Sciadopitys. Bei den drei letztgenannten Arten zeigen manche, bei Taxus, Dammara, Ginkgo, Podocarpus-Species alle Tracheiden des Saumes neben mehr oder minder zahlreichen, oft vereinzelten Hoftüpfeln, Netz- und Spiralfaserverdickungen, in verschiedener und für die meisten Arten noch genauer zu ermittelnder Vertheilung. In den Blättern der untersuchten Juniperus-Arten (J. communis, Oxycedrus, oblonga, macrocarpa, Mohl l. c., auch J. Sabina) sind die Tracheiden des Saumes durch die p. 171 beschriebenen Querbalken, bei Biota orientalis oft durch die ebenfalls p. 171 erwähnten einspringenden Zapfen ausgezeichnet (Fig. 184).

Zu den in Rede stehenden Tracheidensäumen müssen auch, soweit das todte Material ein Urtheil gestattet, die netzfaserigen Elemente im Umkreis der Gefässbündel des Welwitschia-Blattes gerechnet werden, welche p. 318, Fig. 157 dargestellt sind. Sie sind meistens vierseitig-prismatisch, kurz, fast cubisch, einige auch gestreckt, selbst mit verschmälerten Enden. Ihr Bau ist der von Tracheiden mit engmaschiger Netzfasermembran und einzelnen Hoftüpfeln zwischen den Fasern. Sie stehen in Längsreihen, welche dem Gefässbündel folgen, durch Parenchym vielfach unregelmässig unterbrochen sind, aber an vielen Punkten seitlich sowohl mit einander als auch mit dem Gefässtheil der Bündel in directer Verbindung stehen; letzteres theils an den Seiten der longitudinalen Bündel, theils besonders an den freien Enden der Queraästchen (vgl. Fig. 145, p. 314).

§ 113. In den typischen Wurzeln bildet einfach die Meristemgruppe des Vegetationspunktes das Ende des Gefässbündels.

Anders verhalten sich die innerhalb der Nährpflanze entwickelten (intramatrikalen) Theile und die Haustorien der phanerogamen Parasiten

Nach den vorhandenen Untersuchungen, für deren Details die Specialarbeiten[1]) zu vergleichen sind, verlaufen in diesen Organen Gefässstränge, welche ihrem Bau nach den Bündelenden in den Laubausbreitungen ganz ähnlich sind: Stränge kurzgliedriger, meist netzfaseriger oder getüpfelter Gefässe, begleitet von Reihen mässig gestreckter, spitzendiger, zartwandiger Zellen; oder vereinzelte Gefässe, mit sehr kurzen und dann meist sehr unregelmässigen Gliedern, das Parenchym durchziehend, manchmal selbst durch Parenchym unterbrochen, also inselartig in diesem eingeschlossene Gefässstücke, resp. Tracheiden darstellend. Diese Stränge stehen einerseits mit dem Gefässtheile der Bündel der extramatricalen Glieder der Parasiten in Verbindung; nach der andern Seite verlaufen sie an bestimmten Orten bis zu der Grenzfläche zwischen dem intramatrikalen Gewebe der Parasiten und dem des Wirthes, um hier mit letzterm in innige Verbindung zu treten, und zwar in der Regel sich an gleichnamiges Gewebe, d. h. an Gefässe und Holzelemente des Wirths fest anzulegen. Die Innigkeit der Verbindung kann soweit gehen, dass es schwer hält die Grenze zu bestimmen, wo das Gefäss des Parasiten anfängt und das des Wirthes aufhört. Siebröhren sind in Begleitung dieser Gefässe und Gefässstränge nicht gefunden worden.

Als Beispiele seien, unter Verweisung auf die in den Specialarbeiten beschriebenen mannichfachen Einzelformen, folgende hervorgehoben.

1) Die Haustorien der Cuscuten, Cassythen, Rhinanthaceen, Santalaceen. Sie entspringen bei den beiden ersten Gruppen von dem windenden Stengel und dringen in die von diesem umschlungenen Stengel und Laubtheile der Wirthpflanze ein. Bei den zwei letztgenannten Familien entspringen sie an den Wurzeln, um in die Wurzeln des Wirthes zu dringen. Sie haben in den meisten Fällen im allgemeinen die Form conischer, mit der Grundfläche dem Wirth fest angeschmiegter Warzen und von der Mitte ihrer Ansatzfläche dringt ein ohngefähr cylindrischer oder platter Zapfen, der S a u g f o r t s a t z, in das Gewebe des Wirths ein. In dem Haustorium ist ein axiler, breiter, kleinzelliger Parenchymstrang, der K e r n von einer grosszelligen R i n d e zu unterscheiden; der Kern setzt sich direct in den Saugfortsatz fort. Bei Cuscuta ist der extramatrikale Theil sehr wenig entwickelt, das Haustorium besteht gewissermassen nur aus dem von der wulstigen, dem Wirthe angeschmiegten Stengeloberfläche abgehenden Saugfortsatze. Von dem Gefässtheil der Bündel der Abstammungsachse zweigen sich Gefässstränge ab, um durch den Kern, gewöhnlich bis zu der die Gefässbündel oder das Holz des Wirthes treffenden Innenfläche des Saugfortsatzes zu gehen: zwei starke, platte, in der Peripherie des flaschenförmigen Kernes erst bogig divergirende, in dem Saugfortsatz wieder convergirende Stränge bei den normal ausgebildeten Haustorien von Thesium, Santalum, Osyris; ein axiler, gewöhnlich bis zum eingekeilten Ende des Saugfortsatzes dringender Strang bei Cuscuta, Cassytha, den Rhinanthaceen. Die Gefässe der Stränge bestehen in allen diesen Haustorien aus kurzen, durch weite Löcher in Verbindung stehenden Gliedern; in dem Saugfortsatz sind diese meist ge-

---

1) Graf zu Solms-Laubach, Bau und Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen; Pringsheim's Jahrb. Bd. VI. — Ders., Das Haustorium der Loranthaceen, Abh. Halle 1875. — L. Koch, Entw. d. Cuscuten, in Hanstein's Botan. Abhandl. Bd. II, Heft 3.

streckter, die Netzfaserverdickungen ihrer Membranen in der Oberfläche des Fortsatzes oft unvollkommen ausgebildet.

2) In den als Rindenwurzeln beschriebenen intramatricalen Auszweigungen des Haustoriums von Viscum und Phoradendron verläuft ein unregelmässiger axiler Gefässstrang, welcher in dem Meristem ihrer Spitze endigt und dessen Ausbildung langsam und relativ spät erfolgt. In den von der Rindenwurzel aus keilförmig in das Holz des Wirthes eingetriebenen »Senkern« nimmt eine relativ starke Masse von Gefässen die Mitte des im übrigen grosszellig parenchymatischen Körpers ein. Sie reicht nicht bis zu der Schneide des Senkers.

In dem breiteren, äusseren Theile ist sie unregelmässig verzweigt und von den Zweigen gehen zahlreiche kurzgliedrige Gefässe im allgemeinen bogig gegen die Seitenflächen des Senkers und legen sich in diesem an die Elemente des Wirthholzes an. In sehr alten Senkern, welche ihr Wachsthum beendet haben, stehen die Gefässe mit denen der Rindenwurzel in Continuität. So lange der Senker noch wächst, werden sie dagegen von jenen getrennt durch eine das Wachsthum vermittelnde, in dem Cambium des Wirthholzes (Cap. XIV) liegende Meristemzone. Der Gefässkörper des Senkers kann mächtig entwickelt sein, wenn an der Ursprungsstelle des letztern in der Rindenwurzel noch keine Gefässe ausgebildet sind. Das in allen Theilen viel kleinere Arceuthobium Oxycedri hat in den kleineren Zweigen seiner Rindenwurzeln und den kleinen »schmalen« Senkern dieser gar keine Gefässe; dieselben bestehen nur aus einigen Reihen grosser parenchymatischer Zellen. Die stärkern Rindenwurzeln und Senker sind denen von Viscum album im Bau ähnlich, nur ihrer geringen Mächtigkeit entsprechend einfacher. Aehnliche Verhältnisse wie bei Arceuthobium finden sich, nach Arten variirt, bei dem intramatricalen Thallus von Pilostyles wieder.

3) Der flache, unregelmässig scheibenförmige und an seiner Innenfläche mit unregelmässigen Zacken in das Wirthholz eingekeilte, intramatricale Körper von Cytinus Hypocistis (vgl. Gf. Solms l. c., Taf. 36, 37) wird überall durchzogen von einzelnen, mannichfach verzweigten und netzförmig verbundenen, sehr unregelmässigen Gefässen, welche in den eingekeilten Zacken an die Holzelemente des Wirthes sich anlegen. Die Gefässglieder sind meist unregelmässig rundlich, mit netzfaseriger Wand und mittelst grosser, runder Löcher in Communication.

4) In den knolligen Ansatzstellen der Orobanchen sind die Gefässbündel sowohl des Parasiten als auch der ihn tragenden Wirthwurzel gleichsam aufgelöst in ein lockeres Geflecht zahlreicher kurzgliedriger Gefässe, von denen die des Parasiten mit denen des Wirths in unmittelbarer Continuität stehen. Eine scharfe Grenze sowohl zwischen den Gefässen als dem Parenchym von Wirth und Parasit ist oft nur in den frühesten Jugendzuständen[1] zu erkennen.

In den knolligen Ansatzstellen der meisten Balanophoreen-Genera (Helosis, Lophophytum, Scybalium[2]) sind die Structurverhältnisse ähnlich wie bei Orobanche, nur dass die Gefässe von denen des Holzes der Wirthwurzel

---

1) Caspary, Flora 1854, Taf. III.
2) Eichler, Balanophorae brasilienses, l. c. p. 265).

bis zur Ansatzstelle an dieselben bestimmt unterscheidbar sind. Für die Rafflesiaceen gilt wesentlich das Gleiche.

5) Bei den Ansatzstellen von Balanophora und Langsdorffia kommt, nach den genannten Autoren und den früheren Untersuchungen Göppert's [1]), eine gleichfalls hierher gehörige andere Erscheinung hinzu. Es wachsen nämlich als Auszweigungen von dem Holze der befallenen Wirthwurzel in das Parenchym der Ansatzknolle starke, verschiedentlich verzweigte Gefässbündel, deren Zweige in dem Parenchym der Knolle breit und blind endigen. Eine directe Verbindung zwischen diesen Excrescenzen und den eigenen Bündeln des Parasiten ist nach den vorliegenden Untersuchungen nicht vorhanden oder doch zweifelhaft. Die Excrescenzbündel sind starke, bis über 1mm dicke Stränge mit breiten, selbst kolbig angeschwollenen Zweigenden. Sie bestehen aus starken Gefässmassen, welche von zarten, gestreckten, noch näher zu untersuchenden Elementen begleitet sind und in welche sich, sie zerklüftend, schmale Streifen des dem Parasiten angehörigen dünnwandigen Parenchyms einkeilen. Vgl. Graf Solms, l. c.

§ 114. Bündelverbindungen. Wo ein Gefässbündelstamm sich von einem andern abzweigt oder, anders ausgedrückt, sich an einen andern anlegt, stehen die gleichnamigen Regionen und Elemente beider in Continuität. Bei gleicher Anordnung der Theile und gleicher Orientirung der in Betracht kommenden Bündel, wie sie in den meisten Stämmen, in der Lamina der Laubausbreitungen Regel ist, ist hiermit auch der Bau der Verbindungsstelle im Wesentlichen bezeichnet; mannichfache Einzeldifferenzen ergeben sich aus dem allgemeinen Satze, dass der specielle Bau eines jeden Bündels in successiven Querabschnitten wechseln kann.

Bei ungleicher Anordnung der Theile und ungleicher Orientirung der Bündel müssen, um die Continuität der gleichnamigen Elemente herzustellen, gegen die Vereinigungsstelle hin und an dieser Drehungen und Verschiebungen sowohl der einzelnen Bündeltheile, als auch der etwa die Bündel begleitenden Stränge und Scheiden eintreten und mit diesen Drehungen können andere, nicht nur auf die Orientirung der Theile bezügliche Structuränderungen verbunden sein.

Die in diesen Beziehungen bemerkenswerthen Fälle von Verbindung ungleich orientirter Bündel vertheilen sich in zwei Haupt-Kategorien, nämlich Verbindungen zwischen derselben Achse zugehörigen Bündeln, und Verbindungen zwischen Bündeln von Haupt- und Seitenachse.

I. Aus der ersten Kategorie ist hier zuerst zu besprechen die Verbindung des Stammbündelsystems mit dem radialen Strange der Hauptwurzel bei den typischen Dicotylen und Gymnospermen [2]). Das hypocotyle Glied dieser Pflanzen enthält, wie oben dargestellt wurde, 2 bis mehrere getrennte, collaterale, normal orientirte Bündel und diese nähern sich einander der Hauptwurzel zu, um

1) l. p. 264 cit.

2) Mettenius, Anat. d. Cycadeen l. c. p. 602. — Dodel, Der Uebergang des Dicotylonen-Stengels in die Pfahlwurzel. Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII. — Strasburger, Die Coniferen und d. Gnetaceen p. 360. — van Tieghem, canaux sécréteurs, l. c. — S. Goldsmith, Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. Fibrovasalmassen im Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen konnte für vorliegende Arbeit nicht mehr benutzt werden.

sich in deren radialen Axilstrang zu vereinigen. In dem hypocotylen Gliede liegen die Erstlingstracheen am Innenrande, der Siebtheil in der Peripherie jedes Bündels. In dem axilen Wurzelstrang nehmen die Erstlingsgefässe den Aussenrand jeder Gefässplatte ein und die Siebstreifen alterniren seitlich mit den Gefässstreifen. Die Untersuchung des Längsverlaufes der Bündel zeigt, dass die Erstlingsgefässe sich aus den Stammbündeln continuirlich in den Wurzelstrang fortsetzen, auf dem Wege zur Wurzel also allmählich aus ihrer centralen in die peripherische Stellung verschieben. Mit dieser Verschiebung vollzieht sich allmählich eine entsprechende der übrigen Abschnitte der Bündel in der Richtung, dass mit der Vereinigung zum Wurzelstrang auch der radiale Bau dieses erreicht wird. Mit den Verschiebungen kann Spaltung und Wiedervereinigung und Erlöschen bestimmter Bündeltheile successive stattfinden. Nach der verschiedenen Zahl der Bündel im hypocotylen Gliede und der Strahlen im Wurzelstrang sind selbstverständlich vielerlei Einzelfälle möglich.

Unter den genauer untersuchten Einzelfällen ist der von Strasburger für Biota orientalis beschriebene, vermuthlich vielfach anderwärts wiederkehrende besonders einfach und anschaulich. Das hypocotyle Glied enthält in seinem oberen Theile zwei, von den beiden Cotyledonen senkrecht absteigende Bündel, der Strang der Hauptwurzel ist diametral-diarch. In jedem der sich allmählich nähernden Cotyledonarbündel beginnt dicht unter der Insertion der Cotyledonen eine radiale Spaltung des Siebtheils in zwei Hälften. Weiter abwärts entfernen sich beide Hälften mehr und mehr von einander, rücken mit den Gefässtheilen in dieselbe Tangentialebene; jede nähert sich dann der von dem andern Bündel gleicherseits kommenden und vereinigt sich mit derselben zu einer breiten Siebgruppe. Die Gefässtheile beider Bündel machen auf der gleichen Wegstrecke die oben angegebene Verschiebung oder Drehung durch: die beiden breiten Siebgruppen alterniren daher mit den zwei ihre Erstlingsgefässe nach aussen kehrenden Gefässplatten des Wurzelstrangs.

Bei den Abietineen mit vielen Cotyledonarbündeln und polyarchem Hauptwurzelstrang (vgl. p. 374) drehen sich so viele der Cotyledonarbündel, als der Wurzelstrang Gefässplatten hat, während ihres Abwärtsverlaufes durch das hypocotyle Glied; ihre Siebtheile rücken ohne Spaltung seitlich zwischen die Gefässtheile, die Erstlingsgefässe dieser von centralen an den peripherischen Rand. Von den übrigen Cotyledonarbündeln schwinden allmählich die Gefässtheile, während die Siebtheile mit den die beschriebene Schwenkung machenden verschmelzen. —

Bei Phaseolus durchziehen im einfachsten Falle vier decussirt gestellte Bündelpaare das hypocotyle Glied. Die Gefässtheile der acht Bündel sind getrennt, die Siebtheile zu vier breiten bogigen Streifen verbunden, welche mit einander einen nur zwischen den zwei Bündeln jedes Paares unterbrochenen Ring bilden. Die Gefässtheile der Bündel treten in normaler Orientirung aus den Cotyledonen, orientiren sich dann aber immer mehr so, dass die Erstlingsgefässe eines jeden mit den übrigen in eine tangentiale Reihe zu stehen kommen; und zwar kehren hierbei die Bündel jedes Paares ihre Erstlingsgefässe gegeneinander. An der Grenze der Hauptwurzel drehen sich die Gefässtheile jedes Paares um die Erstlingsgefässe derart, dass diese zu äusserst, die übrigen Gefässe nach innen zu stehen kommen; je weiter abwärts, desto spitzer der Winkel, den die Bündel eines Paares miteinander bilden, bis sie schliesslich parallel stehen und zu einer der vier Gefässplatten des Wurzelstranges verschmelzen. Die mit diesen alternirenden Siebstränge sind die directe Fortsetzung der vier breiten Streifen des hypocotylen Gliedes. Sie werden sowohl in letzterem als in der Wurzel aussen von je einem starken Sklerenchymfaserstrange gestützt, welcher jedoch an der Uebergangsstelle in die Wurzel eine kurze Strecke weit unterbrochen ist. In anderen, minder einfachen Fällen liegen zwischen den angegebenen vier Bündelpaaren des hypocotylen Gliedes noch Zwischenstrangpaare. Dieselben endigen meist blind an der untern Grenze des genannten Gliedes; manchmal tritt jedoch eines in die Wurzel hinab, um alsdann, in derselben Weise wie die vier Hauptpaare, zu einer fünften Gefässplatte des pentarchen Wurzelstranges zu werden.

2) Die vereintläufigen Strecken der Bündel im Stamme bestimmter Aroideen und Pandaneen (p. 278) sind durch eine Vertheilung und Orientirung ihrer Elemente ausgezeichnet, nach welchen sie van Tieghem [1]) anschaulich zusammengesetzte Bündel genannt hat. Die auf ihrem Abwärtsverlauf von den Blättern her zuerst normal orientirten collateralen Bündel treten im allgemeinen zu einem Körper von rundem oder unregelmässigem Querschnitt zusammen, indem sich ihre Siebtheile direct oder mittelst eines zwischenliegenden Sklerenchymbündels vereinigen zu einem Gesammtstrange, in dessen Peripherie dann nach verschiedenen Seiten hin wechselnd gesonderte und verschmelzende Gefässgruppen liegen. Die Zahl, der Bau letzterer und die Configuration des ganzen Stranges wechseln nach den successiven Querschnitten desselben Individuums und nach den verschiedenen Species. Einzelheiten s. bei van Tieghem, l. c.

Aehnliche, minder auffallende Erscheinungen kommen hie und da wohl auch in anderen Monocotylen-Stämmen und in Stämmen und Blattstielen mit markständigen Bündeln vor.

II. Für die monopodial verzweigten Wurzeln gelten bezüglich des Ansatzes der Gefässbündel der Seitenäste an das der Hauptachse folgende, mit Bezugnahme auf § 108 und auf die in § 117 darzustellenden entwicklungsgeschichtlichen Daten anzugebende Regeln.

Wenige, nachher zu nennende Ausnahmen abgerechnet, entspringt jede Seitenwurzel an der Aussenseite des Gefässbündels ihrer relativen Hauptwurzel, mitten vor der Aussenkante einer Gefässplatte. Dementsprechend setzen sich bei den diarchen und vielen polyarchen Wurzeln ihre Gefässplatten an jene ihr entsprechende Aussenkante, ihre Siebstränge an die mit letzterer alternirenden der Hauptwurzel an.

Bei vielstrahligen Bündeln mancher Monocotylen findet der Ansatz der Gefässplatten nicht nur an die correspondirende der Hauptwurzel, sondern auch n die beiden zunächst seitlichen statt, der der Siebstreifen an die mit den drei genannten Gefässplatten alternirenden der Hauptwurzel; so fand es van Tieghem z. B. bei den Verzweigungen der Adventivwurzeln von Iris germanica, sphodelus ramosus, Asparagus. Die Spaltung des seitlichen Bündels in weiter nd tiefer dringende Zweige bei Pandanus, Palmen etc. wurde oben p. 328 besprochen.

Bei den Gräsern stehen, aus unten, § 117, noch zu erörternden anatomichen Gründen, die Seitenwurzeln nicht vor den Gefässplatten, sondern mitten or den Siebsträngen des Hauptwurzel-Bündels; dementsprechend setzen sich re Gefässplatten an die beiden nächstseitlichen des letztern, ihre Siebtheile n den ihr correspondirenden desselben an. Ein ähnliches Verhalten findet, us ähnlichen Gründen, bei den Pittosporeen statt. Wie im § 117 ebenfalls och erläutert werden wird, sind bei Umbelliferen und Araliaceen die Seitenurzeln je zwischen Gefäss- und Siebgruppe der Hauptwurzel gestellt; ihr Gesstheil setzt sich demgemäss schräg auf die ihm zugekehrte Fläche der entrechenden Platte der Hauptwurzel an [2]). Dieselbe Stellung der Seitenwurzeln

1) Structure des Aroidées l. c.
2) van Tieghem, Symmétrie de structure, l. c.

und Insertion ihrer Bündel findet sich nach van Tieghem[1]) bei Lycopersicum, während nahe verwandte Pflanzen, z. B. Solanum tuberosum, das gewöhnliche oben erwähnte Verhalten oligarcher Wurzeln zeigen.

Für die übrigen Bündelverbindungen zwischen Haupt- und Seitenachsen ist dem in frühern und im Anfang dieses Paragraphen Gesagten hinsichtlich der Orientirung der Bündeltheile nichts Wesentliches hinzuzufügen.

Hinsichtlich des speciellen Baues gilt allgemein, dass an den Ansatzstellen seitlicher Organe an Stengeln und Wurzeln die Elemente des Gefässbündels im Vergleich mit den Bündelstämmen kurz sind, weil sie theils an solchen Orten entstehen, welche überhaupt geringe Streckung zeigen, theils sich erst nach vorgeschrittener Streckung des sie tragenden Stückes der Hauptachse ausbilden. Zumal von den Knoten der gefässführenden Pflanzen ist diese Erscheinung allbekannt; sie tritt um so auffallender hervor, je reichlicher die Spaltung und Verzweigung der sich ansetzenden Bündel (Vgl. § 94, 95). Die Seitenwände der kurzen Gefässglieder resp. Tracheiden sind in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle an diesen Orten tüpfelig, oder netzfaserig und alsdann vorwiegend mit niedrigen quergestreckten Maschen verdickt. Spiral- und Ringfasern kommen selten und meist nach kurzer Strecke in quermaschige Netzverdickung übergehend vor, z. B. im Knoten mancher Commelineen. Die trachealen Elemente eines Bündels setzen sich an die gleichnamigen eines andern in der Regel an mit verschmälerten, spitzen Enden, welche sich der Seitenwand des anderen eine Strecke weit anschmiegen; selten sind die angesetzten Enden quer abgeschnitten.

Der Ansatz der Siebröhren an einander scheint, zumal nach einzelnen Beobachtungen bei Cucurbitaceen, dem der Gefässe ähnlich zu geschehen. Genauere Untersuchungen darüber liegen jedoch nicht vor.

C. Entwicklungsgeschichtliches.

§ 115. Das Gefässbündel bildet sich aus einem Strange von Meristemzellen, welche, entsprechend der definitiven Form der Bündelelemente, in der Längsrichtung des Bündels gestreckte Form annehmen und in derselben Richtung Theilungen erfahren, soweit sie nicht den dem Bündel angehörigen kürzeren Parenchymzellen den Ursprung geben. Von dem umgebenden ungleichnamigen Gewebe, zumal den durch fortdauernde Quertheilungen kurzzellig bleibenden Initialschichten der Parenchymmassen, werden daher jene Initialstränge der Bündel in dem Maasse ausgezeichnet, als die Gewebedifferenzirung fortschreitet. Hierzu kommt ferner das meist im Vergleich zu der kurzzelligen Umgebung geringere Wachsthum der Strangelemente in der Richtung der Querdurchmesser: der initiale Strang ist engzelliger als die Umgebung. Wesentlich die gleiche Erscheinung tritt auf, wo sich andere, aus langgestreckten Elementen bestehende Stränge, speciell z. B. Sklerenchymfaserstränge, aus dem primären Meristem heraus und von kurzzellig bleibendem Gewebe differenziren gleichviel an welchem anatomisch bestimmten Orte. Wo daher ein Faserstrang

1) l. c. 226. Vgl. auch § 117.

ein Gefässbündel unmittelbar begleitet, ist er im initialen Stadium von diesem oft nicht oder nicht scharf unterscheidbar.

Die gestrecktzelligen Initialstränge der Gefässbündel und eventuell ihrer Faserbegleitung werden von Nägeli[1]) im theilweisen Anschluss an ältere Terminologie Cambiumstränge genannt, der Ausdruck Cambium im Gegensatz zu dem kurzzelligen »Meristem«, für das gestrecktzellige Meristem der Initialstränge gebraucht. Sachs[2]) hat für letztere den Namen Procambium eingeführt, weil der Ausdruck Cambium, für sie angewendet, zweideutig wäre, zweierlei Dinge bedeuten würde, nämlich einmal die in Rede stehenden Stränge und andererseits die von Alters her durch ihn bezeichnete Initialschicht des secundären Zuwachses, von welcher Cap. XIV handeln wird. Ganz abgesehen ist hierbei von der p. 4 erwähnten, durch einige Autoren eingeführten Anwendung des Wortes Cambium für alle in diesem Buche Meristem genannten Zellverbände. Russow[3]) endlich nennt die in Rede stehenden Stränge Desmogen.

Es ist im Grunde gleichgültig, welchen Namen man gebraucht, wenn man nur weiss, was derselbe bedeutet; also in dem vorliegenden Falle, dass es sich um Complexe handelt, welche unter den Gesammtbegriff des — allmählich in Gewebedifferenzirung übergehenden — Meristems fallen, wie derselbe in diesem Buche festgehalten ist; und um Stränge, welche von dem im Cap. XIV zu behandelnden Cambium verschieden sind, wenn sie mit demselben auch thatsächlich in nächster anatomischer und genetischer Beziehung stehen können. Es dürfte sich jedoch wohl empfehlen, jede Benennung zu vermeiden, welche an anderes erinnerte, oder mehr zu besagen scheinen könnte, als einfach dass die Stränge, um die es sich handelt, die jungen Gefässbündel, die Anfänge dieser sind; und aus diesem Grunde sei für sie, im Anschluss an die übrige in diesem Buche gebrauchte Terminologie, der Ausdruck Initialstränge oder Initialbündel angewendet. Die Initialstränge entstehen und bestehen aus den Initialzellen successive verschiedenen Grades und Werthes, aus welchen die Elemente des Gefässbündels hervorgehen.

In den typischen Wurzeln ist der in der Einleitung als Plerom bezeichnete axile Meristemstrang der initiale für das Gefässbündel. Seine je nach den einzelnen Typen in verschiedenem Grade vollständige Sonderung von den umgebenden Meristemschichten ist oben, in der Einleitung, beschrieben worden; für die an einer Hauptwurzel entstehenden Seitenwurzeln wird dieselbe unten noch zu besprechen sein. Hier ist nur wiederholt hervorzuheben, dass auch die einzelnen Theile des Gefässbündels in dem axilen Initialstrang schon früh als besondere Schichten desselben unterschieden werden können. Die in umstehend reproducirter Fig. 186, und oben in Fig. 2, 4—6 mit *p* und *pc* bezeichnete Schicht, resp. Reihe, dieselbe welche in Fig. 3 neben x—x mit *f* bezeichnet ist, ist die Pericambiumschicht, welche bis zu den in der Spitze des Peromkörpers gelegenen Gesammtinitialen verfolgt werden kann; *v* oder *g* bezeichnet in denselben Figuren je eine Initialreihe für ein Gefäss oder eine Tracheidenreihe, von welcher Initialreihe dasselbe gilt, wie für das Pericambium. Für den Wurzelstrang der Farne und Azollen lässt sich, wie Nägeli und

1) Beitr. I, p. 2. Vgl. d. Anm. p. 4.
2) Lehrb. p. 111.
3) Vergl. Unters. p. 178.

Leitgeb und Strasburger zeigten, Aehnliches wie für die Phanerogamen mit noch grösserer Schärfe nachweisen.

In den Stengeln mit einfachem axilem Gefässbündel hat der primäre Pleromkörper dieselbe Bedeutung als Initialstrang wie in den Wurzeln. Fig. 1, p. 9.

Anders verhält es sich in den Stengeln mit reichgliedrigem Bündelsystem und in den Blättern. Betrachtet man zunächst das erste Auftreten des Gefässbündels für sich allein und ohne Rücksicht auf die Frage nach dem speciellen Orte der Entstehung, so beginnt dasselbe damit, dass von den ursprünglich gleichen primären Meristemzellen eine dem Verlaufe des Bündels entsprechende einfache Reihe, oder häufiger ein mehrreihiger Strang, unter relativ schwachem Wachsthum in Richtung der Querdurchmesser Theilungen durch Längswände erfährt. Diese Theilungen wiederholen sich durch eine nach dem Einzelfall verschiedene Zahl von Ordnungen. Bei starken, zumal collateralen Strängen dauern sie an der Grenze von Sieb- und Gefässtheil oft noch lange an, wenn an den Rändern des Bündels die Gewebedifferenzirung schon vollendet ist. In diesem Falle nehmen die späteren Theilungswände in der genannten Grenzzone die oben (p. 338) erwähnte regelmässig tangentiale Richtung an; die früheren Ordnungen sind immer wechselnd allseitswendig.

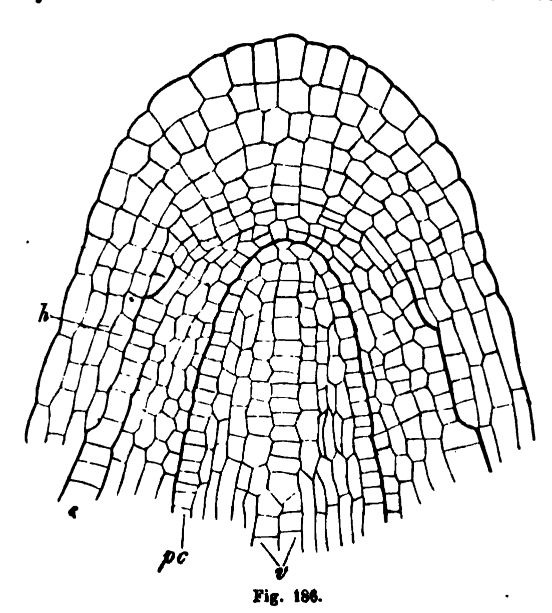


Fig. 186.

Die Ausbildung der definitiven Elemente des Bündels beginnt in jedem Querschnitt mit denjenigen derselben, welche oben als Erstlinge beschrieben sind, also an den von diesen eingenommenen Orten. Sie verbreitet sich von jedem dieser aus über den Querschnitt centrifugal, wenn dieselben im Innern des Stranges stehen. Nehmen sie einen Rand des Stranges ein, so schreitet sie im allgemeinen nach dem entgegengesetzten Rande zu fort; bei den radialen Bündeln, wie oben beschrieben wurde, in centripetaler Richtung; bei den collateralen centripetal im Siebtheil und centrifugal im Gefässtheil; bei concentrischen und in dem oben, p. 349 beschriebenen besondern Falle der Cycadeen-Blätter je nach Zahl und Stellung der Erstlingsgruppen in räumlich verschiedener, durch die vorangestellte Regel allgemein bestimmter Richtung. Bei breitem Rande des Siebtheils dehnt sich die Ausbildung über diesen von

Fig. 186 (210). Polygonum Fagopyrum, Wurzelspitze, medianer Längsschnitt. *pc* Procambium, Aussengrenze des Pleromstrangs. *v* Gefässanlage. *e* Dermatogen, resp. Epidermis, zwischen *pc* und *e* Periblem, *h* Wurzelhaube.

den ersten Ausbildungspunkten in der gleichen Folge aus. Der Beginn der Ausbildung findet immer mit derjenigen der ersten Siebtheil-Erstlinge, Russow's Protophloem, statt; nachher erscheinen die Erstlinge des Gefässtheils in Ausbildung. Wo ein Bündel von Sklerenchymfasern begleitet wird, geschieht die Ausbildung dieser später, oft viel später als die der beiderlei Erstlinge, unabhängig von dem Auftreten dieser.

Dem Längsverlaufe des Bündels nach verfolgt, kann die definitive Ausbildung sowohl wie die erste Anlegung in akropetaler oder, umgekehrt, in basipetaler Richtung fortschreiten. Es ist ferner wenigstens denkbar, dass in einem Bündel die Progression beider Vorgänge in ungleicher Richtung stattfinden kann, oder dass selbst jeder derselben in verschiedenen Höhenabschnitten eines Bündels in verschiedener Richtung fortschreitet. Sanio's Angabe [1]), dass nach seinen an zahlreichen Monocotylen und Dicotylen ausgeführten Untersuchungen von den Bündeln eines Querschnitts die zuerst angelegten auch zuerst die definitiven Erstlinge des Sieb- und Gefässtheils erhalten, schliesst jene Möglichkeiten nicht aus, dieselben sind vielmehr durch weitere Untersuchung zu prüfen.

Soweit derzeit bekannt, schreitet sowohl Anlegung als Ausbildung in akropetaler Richtung fort bei allen Wurzelsträngen, allen stammeigenen und den Strängen im Stamme der Filices und Marsiliaceen. Die Blattspurstränge der Phanerogamen zeigen jedenfalls nicht alle das gleiche Verhalten. Sie werden, soweit meine Untersuchungen reichen, bei Tradescantia albiflora und den Potamogeton-Arten — mit Ausnahme der Lateralstränge von P. crispus — in akropetaler Richtung sowohl angelegt als ausgebildet. Bei Cordyline und Chamaedorea scheinen nach Nägeli [2]) manche Blattspurstränge die gleiche Entwicklungsrichtung zu nehmen. Falkenberg [3]) gibt dasselbe für alle von ihm untersuchten Monocotyledonen an.

Die gleiche akropetale Progression zeigt nach Schmitz [4]) der mediane Blattspurstrang von Berberis vulgaris, wenigstens was seine Anlegung betrifft; diese erfolgt »ausgehend« von der Ausbiegungsstelle des Medianstranges des senkrecht unterstehenden (bei $^2/_5$ Stellung des sechsten) Blattes, durch Längstheilung eines Stranges primärer Meristemzellen. Dasselbe gilt, nach Nägeli, [5]) für die äusseren Blattspurstränge von Bougainvillaea spectabilis, von welchen jedoch zweifelhaft ist, ob sie hierher gehören. Frank's Angaben [6]), nach welchen dasselbe Verhalten bezüglich der Anlegung und Ausbildung der Spurstränge bei Taxus, Quercus, Aesculus stattfinden soll, bedürfen der Prüfung.

Auf der anderen Seite ist durch Vöchting für die Blattspurstränge der Melastomaceen gezeigt worden, dass sie nach den beiden in Frage stehenden Beziehungen in basipetaler Richtung, von der Austrittsstelle im Knoten aus abwärts wachsen. Das Gleiche geht schon aus Sanio's Untersuchungen vom Jahre 1864 für die Bündel der Piperaceen hervor, wenn diese, nach Weiss [7]), Blattspurstränge sind. Die definitive Ausbildung erfolgt jedenfalls in sehr vielen Strängen vom Austrittsknoten an basipetal; Nägeli gibt es für einen Theil der Spurstränge von Chamaedorea und Cordyline an und für die einer sehr grossen

1) Bot. Ztg. 1864, p. 194.
2) l. c. p. 37.
3) Beitr. l. c. p. 162.
4) l. c. (siehe unten, p. 409) p. 30.
5) l. c. p. 121.
6) Bot. Ztg. 1864, p. 180, 411.
7) Vgl. p. 260.

Anzahl Dicotyledonen und Coniferen, und es ist nicht schwer, hier an wachsenden Stammenden die basipetal fortschreitende Ausbildung der Tracheen direct zu sehen; vgl. z. B. p. 269, Fig. 115, m_4. Für diese zahlreichen Fälle ist also die Verfolgung der Bündel von dem Knoten nach abwärts bei der Darstellung ihres Verlaufes, wie oben bemerkt wurde, auch dem Entwicklungsgange derselben entsprechend.

Die Möglichkeit, dass die Entwicklung eines Blattspurbündels an verschiedenen Orten seines Verlaufes verschiedener Richtung folgen kann, wird von Mohl[1]) für die Blattspurbündel des Palmentypus discutirt; er gibt an, dass dieselben in ihrem obern Theile von dem Knoten aus basipetal sich ausbilden, hält aber eine akropetale Ausbildung des unteren Theils hierdurch nicht für ausgeschlossen. Auch Nägeli's und Falkenberg's Beobachtungen scheinen mir, soweit sie mitgetheilt sind, eine Erledigung dieser Frage nicht zu geben. Unzweifelhaft ist die nach zwei Richtungen fortschreitende Ausbildung für die lateralen Blattspurstränge im Stengel von Potamogeton crispus. Sie beginnt hier, wie schon p. 284 und in Fig. 125 angedeutet ist, mit dem Erscheinen der ersten Tracheiden im Knoten, und schreitet von diesem aus einestheils blattwärts fort, anderntheils in dem zugehörigen Internodium basipetal. Bald nachdem die letztere basipetale Ausbildung begonnen hat, treten über dem Knoten, anschliessend an die in diesem befindlichen, die ersten Tracheiden des im nächstfolgenden Knoten verlaufenden Abschnitts des Lateralstrangs auf und bilden sich in akropetaler Richtung weiter aus. Beide Processe schreiten in jedem Internodium gegeneinander fort und begegnen sich ohngefähr in der halben Höhe dieses, um damit den Strang der Erstlingstracheiden in Continuität herzustellen; das akropetale Stück beginnt früher und wächst langsamer als das basipetale. Die erste Anlegung der Stränge erfolgt, soweit entschieden werden konnte, in akropetaler Richtung.

In gewissem Sinne umgekehrt, wie in dem soeben besprochenen Falle, schreitet die Ausbildung der Blattspurstränge bei Equisetum[2]) fort. Sie beginnt in dem noch sehr kurzen Internodium, und zwar treten zuerst die Siebtheil-Erstlinge rasch in basipetaler Folge hervor, dann die ersten Tracheiden fast gleichzeitig durch die ganze Länge des Internodiums. Erst nachher schreitet die Ausbildung der Erstlinge weiter und zwar aufwärts in das Blatt, abwärts zur Bildung der an die Stränge des nächstuntern Internodiums sich ansetzenden Schenkel.

Ueber die complicirteren Erscheinungen an den mit axilem Strang und an diesen sich seitlich ansetzenden Blattbündeln versehenen Phanerogamen und Lycopodien vgl. § 70, 77 und 78, 107, 109, 110. Nägeli, l. c. p. 38, 53, 56.

§ 116. Besteht eine Blattspur aus mehr als einem oder zwei Strängen und ist, wie in den weitaus meisten Fällen, ein medianer von seitlichen zu unterscheiden, so ist es Regel, dass der Medianstrang zuerst angelegt und ausgebildet wird, die seitlichen um so später, je entfernter sie von jenem sind. Beispiele hierfür sind schon in § 61 angegeben. Selten findet die umgekehrte

---

1) Verm. Schriften p. 181.

2) Hofmeister, Vgl. Unters. p. 93. — Cramer, Pflanzenphys. Unters. Heft 3. p. 26. — Nägeli, Beitr. I, p. 38. — Russow, Vgl. Unters. p. 145.

Succession statt; so bei der dreisträngigen Blattspur von Humulus [1]), auch Phaseolus. Sehr reichsträngige und im Knoten in mehrere Reihen geordnete Spuren monocotyledoner Pflanzen verhalten sich, nach Nägeli's Untersuchung an Chamaedorea und Cordyline sp., der Hauptregel conform, bezüglich der Succession in der Entwicklung der Reihen im Einzelnen ungleich. Nicht selten tritt die Bildung der seitlichen Stränge einer Blattspur erst dann ein, wenn die medianen mehrerer nächstoberer Blätter schon vorhanden sind. Sind Blattspurstränge und stammeigene vorhanden, so erfolgt, in dem gleichen Querschnitt, die Anlegung und die Ausbildung ersterer der Regel nach früher als die der stammeigenen. Eine auffallende Ausnahme hiervon bilden die flügelkantigen Rhipsalideen [2]).

Es ist in neuerer Zeit, mit Rücksicht auf die in der Einleitung besprochene ursprüngliche Meristemgliederung, die Frage discutirt worden, welches der morphologische Ort der Gefässbündelentwicklung im Stamme sei. [3]) Für die axilen Stränge steht, wie oben wiederholt gesagt wurde, fest, dass ihr Initialstrang der Pleromcylinder ist; die von ihnen in die Blätter abgehenden bilden sich aus dem umgebenden Periblem. Für die rindenläufigen Bündel gilt Letzteres mindestens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle. Das Gleiche wurde schon p. 25 für das ganze Bündelsystem des Equisetum-Stengels angegeben.

Aus diesen Thatsachen geht zunächst, in Uebereinstimmung mit dem in der Einleitung allgemeiner ausgesprochenen Satze, hervor, dass im Stamme die Bildung der Gefässbündel nicht überall an eine und dieselbe primäre Meristemschicht gebunden ist. Hierdurch wird aber die Frage noch nicht beantwortet, in wieweit andere, im Stamme eine bestimmte Stelle einnehmende Bündel oder Bündelcomplexe bestimmten Gliederungszonen des primären Meristems entstammen. Speciell fragt sich dieses für die Bündel des Ringes und Cylinders der typisch dicotyledonen und monocotyledonen Stämme. Von den Farnen ist, aus p. 22 angegebenen Gründen, zur Zeit abzusehen.

In den Stämmen des Dicotyledonen-Typus nehmen die Bündel selbstverständlich ihren Ursprung in einer ihrer definitiven Anordnung entsprechenden Ringzone. Diese ist, sowie die Bildung der Gefässbündel in ihr beginnt, durch die rasch folgenden Längstheilungen, welche diese anlegen, und durch die geringe Weite der Zellen wenigstens an bestimmten, den Anfängen der Bündel entsprechenden Punkten ausgezeichnet. In den angrenzenden, zu Mark und Rinde werdenden Zonen erfolgen, von früher Entwicklungsperiode ab, und abgesehen von den Fällen, wo Sklerenchymfasergruppen gebildet werden, die Längstheilungen seltener und hören früher auf; die vorwiegend zu Parenchym sich ausbildenden Zellen folgen dem Gesammtwachsthum in der Richtung der Querdurchmesser vorwiegend durch Volumzunahme, ohne Theilungen; und zwar im Allgemeinen so, dass die erheblichere Volumenzunahme mitten im Marke beginnt. Die raschen Längstheilungen des Bündelrings fangen in einem Querschnitt immer an denjenigen Punkten an, wo, entsprechend den allge-

1) Nägeli, l. c. p. 114. 2) Vöchting, l. c.

3) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 356 ff; 1864, 192 ff; 1865, 165 ff. — Hanstein, Die Scheitelzellgruppe etc., (1868) vgl. p. 8. — Russow, Vergl. Untersuchungen p. 177 ff. — Vöchting, Melastomeen u. Rhipsalideen, vgl. p. 268 u. 271. — Schmitz, Entwicklung d. Sprossspitze der Phanerogamen, Halle 1874. — Falkenberg, Monocotyledonen, l. c.

meinen Successionsregeln, die ersten Gefässbündel angelegt werden, also z. B. in einem jungen Internodium an dem Orte des einzigen oder des medianen zum nächstobern Blatte gehenden Spurstrangs. Hier erscheint im Querschnitt zuerst eine kleine, aus der Theilung von zwei oder wenig mehr ursprünglichen Zellen hervorgegangene Gruppe enger Zellen, welche sich dann durch weitere Theilungen vergrössert, der jeweiligen Stärke des Initialstrangs entsprechend, dessen Querschnitt sie darstellt.

Seitlich von oder zwischen den ersten Initialstranggruppen eines Querschnitts treten dann in der gleichen Form, in der den allgemeinen Regeln der Bündelsuccession und dem Blattspurverlauf des Einzelfalls entsprechenden Folge, die Anfänge neuer Initialstränge auf, bis ihre für den jeweiligen Bündelring gültige definitive Zahl voll ist. In einzelnen Fällen bleibt die rasche Längstheilung auf die Initialstränge der Blattspuren beschränkt; zwischen diesen liegende breite Meristemstreifen nehmen an derselben wenig Theil und folgen dem Gesammtwachsthum vorwiegend durch Volumzunahme der Zellen; so nach Sanio bei Cucumis; auch bei den oben öfters genannten Ranunkeln dürfte es sich ebenso verhalten. In den meisten Fällen bleibt oder wird der ganze Bündelring, auch seine zwischen den Blattspurbündeln liegenden Streifen (primäre Markstrahlen), durchschnittlich engzelliger als Mark und Rinde, die raschen Längstheilungen breiten sich von den Seitenrändern der Initialstränge in Richtung des Ringes seitwärts aus, so dass später entstehende Blattspurstränge innerhalb einer bereits in lebhafter Längstheilung befindlichen kleinzelligen Ringzone sich differenziren können, z. B. bei Melastomaceen. Bei den zahlreichen hierher gehörigen Stämmen, wo die Blattspurstränge frühzeitig durch zahlreiche Zwischenstränge verbunden werden, fliessen die Anlagen jener, in Folge seitwärts fortschreitender rascher Längstheilungen, mit ihren Rändern sofort gleichsam zusammen zu einem engzelligen Ringe, in welchem sich dann die Zwischenstränge von den sie trennenden Markstrahlstreifen successive sondern. Die Anlegung und Ausbildung der Blattspurstränge geht hier in die der Zwischenstränge continuirlich und unmerklich über. Vgl. Cap. XIV.

Für die Anlegung von Sklerenchymfasercomplexen gilt hinsichtlich der in den primären Meristemzellen stattfindenden raschen Längstheilungen und der daraus resultirenden geringen Weite der Elemente das Gleiche wie für die Gefässbündel. Wo letztere von jenen, wie so häufig, begleitet werden, wird die Breite des engzelligen Ringes hierdurch wesentlich beeinflusst.

Der engzellige initiale Bündelring ist von Sanio mit dem wenig glücklich gewählten Namen Verdickungsring bezeichnet worden.

Nach der oben allgemeiner gestellten Frage ist nun weiter zu ermitteln, welches der morphologische Ort ist, in welchem jener Initialring (um kurz zu reden) auftritt. Sanio hat, auf Grund sorgfältiger Untersuchungen successiver Querschnitte, die Lehre aufgestellt, dass nahe unter dem Vegetationspunkt das ursprünglich gleichartige Meristem sich zunächst sondert in einen axilen durch relativ seltene Längstheilung und rasche Grössenzunahme seiner Zellen ausgezeichneten Strang, das »Urmark«, welches sich zum Markcylinder des Sprosses ausbildet; und eine dieses umgebende äussere Zone. Letztere differenzirt sich dann abermals in eine peripherische, welche zur Aussenrinde sammt Epidermis wird, und eine innere, seinen Verdickungsring. Die in genannte zwei Lagen

gesonderte äussere Zone ist ferner diejenige, aus welcher die gesammten Blattbildungen hervortreten. Wesentlich die gleiche Anschauung vertritt Russow, welcher Sanio's Urmark Endomeristem, die dasselbe umgebende Zone Exomeristem nennt; letzteres sondert sich in die innere, Gefässbündel erzeugende Schicht, Mesomeristem, und die äussere, Aussenrinde sammt Dermatogen bildende: Perimeristem. Abgekürzte Ausdrücke für diese successiven Schichten sind Endistem, Existem, Mesistem, Peristem. Nach dieser Anschauung ginge also, wie bei Equisetum thatsächlich der Fall ist, das gesammte System der Blattspurstränge sammt der Aussenrinde des Stammes und den Blättern auch bei den typischen Dicotyledonen aus dem Existem, resp. der das »Urmark« umgebenden Zone hervor. Hanstein's Entdeckung der Sonderung des primären Meristems im Vegetationspunkt in die distincten, als Dermatogen (Epidermis) Plerom und Periblem (p. 8) bezeichneten Schichten war Sanio unbekannt, wenn er auch selber diese Erscheinung für einige exquisite Ausnahmefälle zuerst klar beschrieben hat; Russow tritt derselben, und besonders den von Hanstein weiter gezogenen Consequenzen, vorzugsweise auf Grund der Erscheinungen bei Equisetum entgegen.

Hanstein begründete in der Schrift vom Jahre 1868 die Lehre, dass die Blattspurstränge des typischen dicotyledonen Stammes in der Peripherie des Pleromcylinders gebildet werden, während dessen Mitteltheil zum Mark wird; und dass das Periblem (sammt Dermatogen) die gesammten seitlichen Ausgliederungen, zumal die Blätter, die Aussenrinde, und die durch diese verlaufenden Abschnitte der zu den Blättern und Zweigen verlaufenden Bündel bildet. Jedes Blattspurbündel stammt hiernach mit seinem Stammtheile von dem Pleromcylinder, mit dem ins Blatt austretenden von dem Periblemmantel ab. Bei dem Widerspruche zwischen dieser und der Sanio-Russow'schen Lehre, und angesichts der schon p. 9 hervorgehobenen Thatsache, dass die Sonderung von Plerom und Periblem in dem Meristem der Stamm-Vegetationspunkte nicht immer scharf bis zum äussersten Scheitel verfolgt werden kann, könnte man nun zunächst fragen, ob nicht Hanstein's Auffassung der Sache unrichtig ist, insofern etwa die Grenze zwischen seinem Plerom und Periblem nicht zwischen den genannten primären Meristemschichten verliefe, sondern zwischen den erst secundär von einander gesonderten, welche Russow Peristem und Mesistem nennt. Diese Frage oder Vermuthung wird aber, auch wenn man von den Stengeln mit axilem, in einen scharf begrenzten Pleromscheitel endigendem Bündel, wie Hippuris (p. 9), ganz absieht, durch die Längsschnittansicht vieler Stengelvegetationspunkte zurückgewiesen.

In dem Vegetationspunkte von Berberis vulgaris, wo das Plerom von dem einschichtigen Periblem gut unterschieden ist, hat Schmitz neuerdings die Anlegung der Blattspurstränge untersucht und nachgewiesen, dass dieselbe in den äusseren Pleromschichten erfolgt, jedoch nicht einmal an der Aussengrenze dieser, indem die 1—2 äussersten Lagen sich an der Bildung der Aussenrinde betheiligen. In der Sprossspitze von Menispermum canadense ist es nach demselben Beobachter die äusserste Oberfläche des ebenfalls von ursprünglich einschichtigem Periblem umgebenen Pleromstrangs, in welchem die Gefässbündel angelegt werden. Bei Ephedra ist, nach Schmitz, eine sichere Entscheidung

der in Rede stehenden Frage wegen der minder scharfen ursprünglichen Sonderung der primären Meristemschichten nicht thunlich.

Es gibt hiernach unter den Stengeln des Dicotyledonentypus unzweifelhafte Fälle, wo das im Stamme verlaufende Stück des Blattspurstrangs aus dem Plerom entsteht, und diese Fälle sind ohne Zweifel zahlreich. Wenn es nun auch, nach dem verschiedenen Verhalten von Equisetum, bedenklich sein mag. auf die vorliegenden Resultate einen allgemein geltenden Satz zu gründen, bevor zahlreichere Einzelbeobachtungen angestellt sind, so ist doch vorläufig, und vorbehaltlich weiterer Untersuchungen, eine Generalisirung der gewonnenen Resultate für die Fälle des gleichen Structur- und Wachsthumstypus geboten. Für die in Rede stehenden Dicotyledonen wird daher die Entstehung der Blattspurstränge und des Bündelrings allgemein in den äusseren Theil des Pleromstrangs gesetzt werden müssen; nach Schmitz' Beobachtungen an Menispermum und Berberis auch die der Faserstränge und -Ringe, welche die Bündel begleiten. Da nun aber die Bündelringe des Dicotyledonentypus doch wohl als überall morphologisch homolog betrachtet werden dürfen — vorbehaltlich des eventuellen Nachweises des Gegentheils — und da ferner der Gefäss- oder, was dasselbe ist, der Pleromstrang der Hauptwurzel sich durch die hypocotyle Axe direct in den Bündelring des Stammes fortsetzt, so kann man, im Einklang mit van Tieghem's Auffassung,[1]) einen Schritt weiter gehen und die Plerom-Aussengrenze nahe ausserhalb der Aussengrenze des Bündelrings auch in denjenigen Fällen ziehen, wo dieselbe sich nicht bis in den primären Meristemscheitel scharf verfolgen lässt. Plerom wäre hiernach der axile Cylinder, welcher sich in der einen Reihe von Fällen erst durch die Differenzirung des Initialcylinders in seiner Aussenseite von dem Periblem abhebt, und welcher sich in der anderen Reihe von Fällen scharf begrenzt bis in den äussersten, ausser den primären Meristemschichten keine Differenzirung zeigenden Stammscheitel fortsetzt. In die erste Kategorie scheinen, unter den Angiospermen, vorwiegend Pflanzen mit sehr flachem, sprungweise neue Internodien bildendem, in die zweite solche mit gestreckterem Meristemscheitel zu gehören. An letztere schliessen sich dann die gestreckten Scheitel der Pflanzen mit axilem Gefässtrang an, welcher aus einem scharf begrenzten Pleromstrang entsteht.

Die innerhalb eines distincten Ringes markständigen Bündel bedürfen bezüglich ihrer Herkunft von primären Meristemzonen nach dem Gesagten keiner weiteren Erörterung. Für das Bündelnetz im Stamm von Gunnera gilt nach Reinke[2]) das Gleiche wie für den Ring der typischen Dicotyledonen. Die Nymphaeaceen und Aurikeln bedürfen bezüglich der in Rede stehenden Frage noch näherer Untersuchung.

Für die Monocotyledonen kann die gestellte Frage allgemein dahin beantwortet werden, dass der oben p. 274 als solcher bezeichnete bündelführende Cylinder aus dem Pleromstrang hervorgeht. Dieser ist vielfach bis in das Scheitelmeristem gesondert zu verfolgen, z. B. Gräser, Polygonatum, Canna. Potamogeton, Tradescantia sp., Asparagus[3]), oder erst unterhalb dieses differen-

---

1) Ann. sc. nat. 5. Sér. XVI, p. 142, Anm.
2) Morpholog. Abhandl. p. 67.
3) Hanstein, l. c. — Falkenberg, l. c.

zirt, z. B. Epipactis u. a. nach Falkenberg. Die Aussenschicht des Bündelcylinders, in welcher die unteren Enden der Bündel liegen, fällt in seine Aussengrenze oder liegt nach innen zu von dieser. Die Succession der Bündelentwicklung folgt auch hier der allgemeinen Regel. In Folge hiervon und des oben dargestellten Verlaufs der Bündel findet man dieselben beim Palmentypus in successiven Querschnitten junger Internodien in centrifugaler Folge auftretend: zuerst die am tiefsten eindringenden medianen u. s. f. Die Ausbildung des die Bündel umgebenden Gewebes, zumal das Aufhören der Längstheilungen und die Volumenzunahme der zum Parenchym werdenden Meristemzellen schreitet in der gleichen Folge fort, und in der äusseren Region findet, zum Theil schon aus den angegebenen Gründen, relativ reichlichere Längstheilung und geringeres Wachsthum der Elemente in den queren Richtungen statt. So lange die centrifugal erlöschenden Längstheilungen andauern, wird die Peripherie des Cylinders von einem meristematischen engzelligen Ring eingenommen, welchen Sanio mit seinem bei den Dicotyledonen aufgestellten Verdickungsringe identificirt, eine Anschauung, welche in soweit, aber auch nur in soweit richtig ist, als beide die in Differenzirung begriffene, Gefässbündel bildende Zone des Pleromkörpers sind.

Eine nothwendige Consequenz der hier vorgetragenen Anschauung ist die, dass auch bei den Monocotyledonen jeder Blattspurstrang mit seinem im Cylinder verlaufenden Theile dem Plerom, mit seinem ins Blatt tretenden dem Periblem entstammt.

Bezüglich der Anlegung und Ausbildung der einzelnen Bündel in den Blättern selbst gilt wesentlich das Gleiche, wie für die Stämme. Dass die für sie initialen Meristemstränge eine bestimmte Stellung und Orientirung haben und dass diese derjenigen des fertigen Stranges entsprechen muss, ist selbstverständlich [1]). Die longitudinale Progression ihrer Anlegung und Ausbildung richtet sich nach der bekanntlich für die Einzelfälle verschiedenen Wachsthumsrichtung des Blattes.

Dass die an das System der Hauptachse sich ansetzenden Bündel der Seitenknospen später als jenes angelegt werden, bedarf kaum der Erwähnung; ihre Entwicklung, wenigstens ihre Ausbildung schreitet entweder centrifugal, d. h. von der Ansatzstelle in den Seitenspross hinein fort, z. B. Potamogeton, Fig. 123, p. 283, oder in umgekehrter, centripetaler Richtung, z. B. im Knoten von Zea, Saccharum.

§ 117. Mit der Entwicklung des Gefässbündels der Wurzeln steht die Entwicklung der normalen Seitenwurzeln an einer relativen Hauptwurzel, wenigstens bei den Phanerogamen, in so unmittelbarem Zusammenhang, dass sie an dieser Stelle nicht ganz übergangen werden darf, wenn sie auch streng genommen nur zum kleinen Theil zum Gegenstand dieses Buches gehört.

Bei den Phanerogamen ist, wie Nägeli und Leitgeb, Reinke und Janczewski,[2]) welch' Letzterem die folgende Zusammenstellung vorzugsweise ent-

---

1) Vgl. p. 25.

2) Nägeli u. Leitgeb, Entstehung u. Wachsth. d. Wurzeln. Beitr. zur Wissensch. Bot. Heft 4. — Reinke, in Hanstein's bot. Abhandl. Heft 3; id. Morpholog. Abhandl. p. 1. — Janczewski, Ann. Sc. nat. 5. Sér. Tom. 20.

nommen ist, gezeigt haben, die junge Pericambiumschicht die Hauptbildungsstätte normaler Wurzelzweige; angrenzende Zellschichten können daran in verschiedener Ausdehnung Theil nehmen. In wieweit letzteres stattfindet, richtet sich nach den anzuführenden Einzelfällen und diese entsprechen grossentheils, jedoch nicht immer genau den p. 11 u. f. zusammengestellten Typen der Gliederung des Scheitelmeristems.

Als bekannt ist hier vorauszusetzen, dass die Anlage der monopodialen Wurzelzweige immer auf dem axilen Gefässbündel der relativen Hauptwurzel entsteht, hier ihren characteristischen Bau, speciell die Gliederung des Vegetationspunktes erhält, und dann die peripherischen Gewebeschichten durchbohrend an die Oberfläche tritt.

Janczewski unterscheidet für die in Rede stehenden Entwicklungsprocesse bei den untersuchten Phanerogamen fünf Typen.

Bei dem ersten derselben, dem nur Pistia angehört, geht aus dem Wachsthum und entsprechenden Theilungen des einschichtigen Pericambiums der Pleromcylinder und das Periblem der Seitenwurzel hervor; die Wurzelhaube, resp. Calyptrogenschicht, und die Epidermis aus der Endodermisschicht. In dem zweiten, durch Alisma Plantago, Sagittaria, Zea repräsentirten Typus geht die ganze Seitenwurzel, auch die Calyptrogenschicht, hervor aus dem Pericambium, dessen Theilungen unregelmässig beginnen. Die Endodermisschicht bildet auf der Haube nur eine äussere Bedeckung, und bei Zea ferner die Epidermis und äussersten Rindenschichten am Grunde der Seitenwurzeln. Bezüglich der Betheiligung der Schichten der Mutterwurzel steht Janczewski's dritter Typus (Fagopyrum, Raphanus, Helianthus) dem zweiten nahe, in sofern die ganze Seitenwurzelanlage unter geringer oder keiner Betheiligung der Endodermschicht aus dem Pericambium entsteht. Er ist von dem zweiten ausgezeichnet durch die Regelmässigkeit der Anfangstheilungen. Die Zellen des betreffenden Abschnitts des Pericambiums strecken sich in radialer Richtung und theilen sich einmal tangential. Die innere der aus letzterer Theilung entstandenen Lagen ist der Anfang des neuen Pleromstrangs; die äussere theilt sich abermals tangential in eine äusserste Schicht, welche die calyptrogene, und eine innere resp. mittlere, welche der Anfang der gesammten Rinde ist. Bei Helianthus bildet die Endodermschicht der Mutterwurzel über dem Scheitel der Seitenwurzelanlage eine mehrschichtige äusserste Kappe der Haube dieser; bei Fagopyrum wächst sie nur zu einer einschichtigen Umhüllung derselben heran, und bei Raphanus bleibt sie ganz passiv.

Bei dem vierten, die p. 14 bezeichneten Cucurbitaceen und Papilionaceen umfassenden Typus geht die Seitenwurzelanlage hervor aus dem gemeinsamen Wachsthum des betreffenden Abschnittes des Pericambium, der Endodermis- und der an diese aussen angrenzenden 1—2 Rindenschichten. Ersteres bildet den Pleromstrang, letztere miteinander die diesen umgebenden Theile der Wurzelanlage, unter deren Scheitel die gemeinsame Initialzone relativ spät differenzirt wird.

Den fünften Typus bilden die Pinus-Wurzeln. Die ganze Seitenwurzelanlage, welche bald die p. 14 beschriebene Gliederung annimmt, geht aus dem mehrschichtigen Pericambium hervor; die Endodermis und die ihr aussen angrenzenden Schichten bleiben passiv. Letztere nehmen dagegen, nach Reinke

und Strasburger, an der Bildung der peripherischsten Schichten der Wurzelanlage in geringem Maasse Theil bei den Cycadeen, bei Taxus und Sequoja[1]).

Im Gegensatz zu den Phanerogamen nehmen bei den monopodial verzweigten Wurzeln sämmtlicher untersuchter Farne und Marsiliaceen[2]) die seitlichen Wurzelanlagen ihren Ursprung aus der Endodermisschicht, welche das Pericambium umgibt; bei den Equiseten aus der innerhalb der Endodermis liegenden Schicht (vgl. p. 365). Bei manchen Cyatheaceen und Marsilia sind die kurz als rhizogene zu bezeichnenden Längsreihen von Endodermiszellen, welche den Ursprungsorten der Seitenwurzeln entsprechend vor den Gefässplatten liegen, durch grössere Weite und geringere Länge der Zellen von den übrigen der gleichen Schicht ausgezeichnet; manchmal zeigen die vor der rhizogenen liegenden Reihen der nächstäusseren Rindenschicht ähnliche Grössenverhältnisse, und geringere Wandverdickung als die übrigen derselben Schicht angehörigen Reihen. An der Anlegung der Seitenwurzeln nehmen jedoch die ausserhalb der Endodermschicht befindlichen Lagen keinen activen Antheil. Jede Seitenwurzel geht vielmehr hervor aus einer der rhizogenen Reihe angehörigen Zelle, welche direct oder nach wenigen präliminaren unregelmässigen Theilungen die p. 19 angegebenen Eigenschaften der Wurzelscheitelzelle erhält. — Das Pericambium der Mutterwurzel ist an der Seitenwurzelbildung nur in sofern betheiligt, als in ihm das Verbindungsstück zwischen den Gefässbündeln beider Ordnungen gebildet wird.

Der Ort der Anlegung einer Seitenwurzel ist bei Farnen und Equisetum, wie schon angedeutet, immer ein vor einer Gefässplatte gelegenes circumscriptes Gewebestück. Für die Phanerogamen, bei welchen das Pericambium über die Aussenkante der Gefässplatten geht, gilt, mit Ausnahme von Lycopersicum, das Gleiche. Die Wurzelanlagen stehen daher in diesen Fällen vor jeder Gefässplatte in einer Längsreihe, welche Anordnung bei oligarchen Wurzeln immer auch äusserlich auffallend hervortritt, und der Gefässbündelansatz erfolgt in der oben, p. 403 beschriebenen Form. Wo dagegen die Gefässplatten phanerogamer Wurzeln direct an die Endodermis stossen, wie bei den Gräsern Regel ist, alterniren die Reihen der Seitenwurzelanlagen mit jenen, sie stehen vor der Mitte der Siebstreifen, wie p. 403 angegeben wurde.

Dieselbe Stellung haben, nach van Tieghem's Untersuchungen, die rhizogenen Längsstreifen und ihre Entwicklungsproducte bei den Pittosporeen, weil hier vor jeder Gefässkante eine Gruppe von Oelgängen in dem Pericambium liegt, wie im XIII. Capitel anzugeben sein wird. Wie daselbst ebenfalls beschrieben ist, liegt bei den Umbelliferen und bei Araliaceen, z. B. Hedera, an demselben Orte gleichfalls eine Ringreihe von Oel- oder Harzgängen, dazu kommt aber ein eben solcher Gang vor jedem Siebtheil. Es ist daher, abgesehen von einzelnen von van Tieghem, l. c. p. 149 beschriebenen Ausnahmefällen, für diese Pflanzen Regel, dass jederseits neben jeder Gefässkante, mit ihr und der nächsten Siebgruppe alternirend, ein rhizogener Pericambiumstreif liegt, dass also die Zahl dieser Streifen und der Seitenwurzelreihen die doppelte der Gefässplatten ist und der Ansatz der Bündel jener in der p. 403 be-

1) Strasburger, Die Coniferen etc. p. 348.
2) Nägeli u. Leitgeb, l. c. p. 88.

schriebenen Form stattfindet[1]**). Ohne nachweisbaren anatomischen Grund findet sich das gleiche Verhalten, wie schon oben angegeben wurde, bei Lycopersicum.**

Am Schlusse dieses Capitels wird es passend sein, einiges darin Vorgetragene anderen Auffassungen gegenüber kurz zu rechtfertigen.

In rein sachlicher Beziehung wurde zunächst mit dem Namen Gefässbündel jeder distincte, von anderen gleichen oder ähnlichen getrennte, aus Tracheen und Siebröhren bestehende Strang bezeichnet; den typischen completen Strängen dieser Art die unvollständig bleibenden oder werdenden angeschlossen. Dieses Verfahren ist in der Natur des Gegenstandes begründet, weil die Thatsache feststeht, dass die beiden wesentlichen Gewebearten, Tracheen und Siebröhren, miteinander jene Stränge bilden. Wenn das in diesem Buche festgehaltene Princip, die Gewebesysteme nach den sie aufbauenden Gewebearten zu sondern und zu betrachten, bis zur äussersten Consequenz durchgeführt würde, so müsste allerdings die Betrachtung des Siebtheils der Stränge von jener des Gefässtheils, die der zum Strang gehörigen ferneren Elemente abermals von diesen getrennt werden. Es wird aber schwerlich Widerspruch erfahren, dass hierdurch nicht nur die Darstellung verwickelt, sondern auch die rein thatsächlichen Verhältnisse verdreht worden wären. Betrachtet man den aus Tracheen und Siebröhren als seinen wesentlichen Constituenten gebildeten Strang oder auch nur jeden seiner beiden, eine der wesentlichen Gewebearten führenden Theile als Ganzes, so müssen selbstverständlich auch die in ihm stehenden ungleichnamigen Organe, wie Parenchymzellen u. s. w., seinen Bestandtheilen zugerechnet werden. Ist die Hinzuzählung ungleichnamiger Elemente hierdurch einmal zugegeben, so kann sich dieselbe auch auf ausserhalb, d. h. im Umkreis der wesentlichen befindliche erstrecken. Sobald dieses geschieht, ist die strenge Umgrenzung nach den hier obenan gestellten Principien allerdings aufgegeben, die thatsächliche Abgrenzung des Gefässbündels wird conventionell; die Convention kann sich aber auf anderweitig, z. B. von der primären Meristemgliederung hergenommene gute Gründe basiren. Sie wird in dem Maasse zulässig sein, als einestheils das Gewicht dieser Gründe und anderntheils Vortheile bei der vergleichend anatomischen Darstellung für sie geltend gemacht werden können. Conventionell in dem bezeichneten Sinne ist z. B. die in den vorstehenden Paragraphen festgehaltene Abgrenzung zahlreicher Gefässbündel durch die Endodermis, die Anschauung, dass die Grenze des Bündels an die Innenfläche letzterer gesetzt wird. In den Bündeln der Wurzeln ist diese Abgrenzung genetisch begründet, insofern die Endodermis die innerste Periblemschicht ist und, was sie umschliesst, aus dem Plerom hervorgeht. In anderen Fällen z. B. in den Blättern der Primeln, fällt dieser entwicklungsgeschichtliche Grund weg; bei vielen Farnbündeln führt die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung für sich allein unzweifelhaft zu dem gegentheiligen Resultat, weil Endodermis und angrenzende Bündelschicht hier relativ spät aus der Theilung einer Mutterzellschicht hervorgehen. Nichtsdestoweniger wird, nach ausgedehnterer Vergleichung, die in Rede stehende Abgrenzung des Bündels schwerlich bestritten werden. Rein conventionell, aber ebenso wie in den angeführten Beispiele genetisch und im Interesse der Anschaulichkeit begründet ist es ferner, wenn Pericambium und die Parenchymschichten innerhalb der Endodermis der concentrischen Farnbündel zu dem Strange gerechnet und nicht als besondere Scheiden betrachtet werden.

Dasselbe, oder wenigstens ganz Aehnliches kann geltend gemacht werden für die viele Gefässbündel begleitenden Faserstränge, die »Bastfaserbündel«. Es ist schlechterdings kein durchschlagender Grund dafür zu finden, ob bei einem Strange, den sie begleiten, die Stranggrenze an ihre Aussenfläche oder an ihre Innenfläche zu setzen sei. Wo sie das Gefässbündel begleiten, bilden sie mit diesem ein Ganzes, und dass sie sich später ausbilden als die ersten oder als viele der wesentlichen Gefässbündelelemente, ist an und für sich kein Grund, sie von dem Strang zu trennen, denn die wesentlichen Elemente dieses bilden sich

---

1) S. van Tieghem, l. c. und Canaux sécréteurs, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XVI.

ja auch in bestimmter Succession aus. Es ist auch hier conventionell, wenn, wie oben geschah, die Faserstränge von den Gefässbündeln getrennt, die Grenzen letzterer auf die Innenseite jener gelegt werden. Der Grund für diese Convention liegt aber in der Thatsache, dass die begleitenden Faserstränge aus einer von den wesentlichen aller Gefässbündel verschiedenen Gewebeart bestehen, dass sie sehr vielen Gefässbündeln fehlen, also für das Gefässbündel überhaupt unwesentlich sind, und dass sie, in noch höherem Maasse als die Endodermisscheiden, einer Gewebeart angehören, welche für sich ein distinctes, von den Gefässbündeln ganz unabhängiges, in seiner Ausbildung auch zur primären Meristemgliederung nicht in constanter Beziehung stehendes System bildet. Sie sind Theile dieses Systems, welche die Gefässbündel direct begleiten können, aber nicht müssen, sie müssen demselben zugezählt werden, es ist daher gut, sie von den Gefässbündeln ein für allemal zu trennen. Diese Erwägungen dürften auch die neuerdings öfters geführte, die auf anatomischem Gebiete derzeit herrschende Begriffsverwirrung recht deutlich illustrirende Discussion darüber erledigen, ob die begleitenden Faserstränge zum »Stranggewebe« oder zum »Grundgewebe« gehören.

Weniger Schwierigkeit als die Abgrenzung des Gefässbündels von seiner Umgebung hat die der Gefässbündel von einander. Unterscheidet man überhaupt einmal als Gefässbündel den distincten, aus Tracheen und Siebröhren in bestimmter Gruppirung gebildeten Strang, so ist diese Unterscheidung sowohl consequenter Weise als auch im Interesse der Anschaulichkeit allgemein auszudehnen, und j e d e distincte, ein einheitliches Ganzes bildende Gruppe der beiderlei in Rede stehenden Organe e i n Gefässbündel. Welches hierbei die specielle Gruppirung der wesentlichen Organe ist, ob das Bündel aus der Vereinigung mehrerer zu Stande gekommen ist, ob es in einem Falle seiner Stellung und seiner Entstehung nach einem in anderen Fällen vorhandenen System zahlreicher Bündel entspricht, das sind Fragen für sich, welche ihre Bedeutung haben, die in Rede stehende anatomische Scheidung aber nicht berühren. Aus diesen Gründen wurde oben der axile Strang der Wurzeln, der Lycopodienstämme u. a. m. als e i n Gefässbündel behandelt. Es ist auch hier zugegeben, dass man von anderen Anschauungen ausgehen kann, z. B. also das radiale axile Wurzelbündel nicht mehr Gefässbündel nennen, sondern einen aus Tracheenplatten, Siebsträngen, Pericambium u. s. w. gegliederten Centralcylinder oder Pleromstrang. Eine consequente Durchführung dieses Verfahrens müsste aber sofort zu jener allgemeinen Auflösung des Gefässbündels überhaupt führen, von welcher oben schon gesagt wurde, dass sie zwar principiell durchaus berechtigt, im Interesse der übersichtlichen Darstellung aber gewiss nicht zu wünschen ist. —

In Beziehung zweitens auf die angewendete T e r m i n o l o g i e habe ich, wie man zugeben wird, möglichste Einfachheit und Anschaulichkeit des Ausdrucks erstrebt und altherkömmliche Namen möglichst zu conserviren oder zu restituiren gesucht. Für das einzige eigentlich neue Wort, Epithem, bitte ich um Entschuldigung, es ist nicht schön, aber ich fand kein besseres. Die Gründe für die Beibehaltung oder Nichtbeibehaltung der meisten in Frage kommenden Namen ergeben sich theils aus dem soeben Gesagten, theils aus dem Zusammenhang der Darstellung, theils sind sie in dieser ausdrücklich angegeben. Es würde zu weit führen und kein Interesse haben, sie hier alle einzeln auseinanderzusetzen. Warum ich an Stelle des neuerdings üblicher gewordenen Ausdrucks Fibrovasalbündel das alte Wort Gefässbündel gebrauche, ist ebenfalls im Grunde schon oben, theils auf p. 243 und 331, theils im ersten Theile dieser Anmerkung motivirt worden. Gefässbündel bedeutet eben in der obigen Darstellung etwas Anderes als Nägeli's Ausdruck Fibrovasalstrang, insofern dieser die Faserbegleitung, welche oben vom Gefässbündel ausgeschlossen wurde, mitbegreift. Ein Gefässbündel kann als wesentlicher Theil eines Fibrovasalstrangs auftreten, ist aber nicht nothwendig und factisch sehr oft nicht mit Faserbegleitung combinirt, beide Dinge mussten daher unterschieden werden. Den Ausdruck Gefässbündel habe ich dem neuern »Leitbündel« vorgezogen, weil er der altherkömmliche, auch in dem Worte Fibrovasalstrang beibehaltene ist, und weil mir kein zwingender Grund vorzuliegen scheint, das alte bequeme Wort, welches die Hauptsache richtig bezeichnet, zu beseitigen oder seine Anwendung einzuschränken.

Caspary[1]) hat letzteres gethan, die aus Tracheiden führenden Bündel als »Zellenleit-

1) Berliner Acad. Monatsber. 10. Juli 1862, 458.

bündel« von den gefässführenden unterschieden und beide unter dem Namen Leitbündel zusammengefasst, weil er zwischen Tracheiden und Gefässen eine grosse Differenz, wie zwischen Zellen und Gefässen, annahm. Da der Unterschied zwischen beiden Organformen thatsächlich ein sehr geringfügiger ist, so fällt, wie ich glaube, der Grund für die schroffe Trennung der beiderlei Bündel und hiermit auch für die Namensänderung weg. Es ist wohl in der That eine im Interesse der Einfachheit des Ausdrucks erlaubte Ungenauigkeit, von Gefässbündeln ohne Gefässe, d. h. in welchen diese durch Tracheiden ersetzt sind, zu reden. –

Capitel IX.

Anordnung des primären Parenchyms.

§ 118. Das primäre Parenchym bildet, soweit es nicht Bestandtheil der Gefässbündel ist, wie in früheren Capiteln mehrfach angedeutet wurde, die hauptsächliche Ausfüllung des von den Gefässbündeln frei gelassenen, von der Epidermis umschlossenen Raumes. Es wird in diesem von anderweiten ungleichnamigen Gewebearten durchsetzt, wie in den nachfolgenden Capiteln anzugeben ist. Die in Vorstehendem als Aussenrinde, Mark, Markstrahlen bezeichneten Regionen, die Blätter und Laubausbreitungen sind hiernach ihrer Hauptmasse nach meist aus Parenchym aufgebaut.

Innerhalb dieses allgemeinsten Planes gibt es aber bestimmte Regeln für die Vertheilung und Anordnung der einzelnen, im Cap. I, 3 unterschiedenen Parenchymformen und diese sind hier darzustellen. Es soll dabei vorwiegend auf die relativ dünnwandigen Formen Rücksicht genommen und auf die sklerotischen, wegen ihrer nahen anatomischen und physiologischen Beziehungen zu dem Sklerenchym, im nächsten Capitel zurückgekommen werden. Da das Vorkommen und die Vertheilung der verschiedenen Einzelformen sich vorwiegend nach den Organen höchster Ordnungen und den an ihnen im vorigen Capitel unterschiedenen anatomischen Regionen richtet, so ist es zweckmässig die Darstellung nach diesen einzutheilen, derart dass zuerst die für solche charakteristischen Parenchymmassen und dann die Grenz- und Scheidenschichten derselben beschrieben werden.

§ 119. Das Parenchym des Markes und des Bündelcylinders der Stengel besteht im allgemeinen aus vorwiegend in longitudinale Reihen geordneter Zellen von wenig bemerkenswerthen anatomischen Eigenschaften; in der Jugend Assimilationsproducte, bei Laubtrieben häufig auch Chlorophyll führend, und diese Inhaltsbeschaffenheit entweder zeitlebens beibehaltend oder, zumal bei Dicotyledonen, früh vertrocknend, absterbend. Beiderlei Verhalten ist in dem Marke vieler Dicotyledonen auf verschiedene Zellreihen vertheilt, welche alsdann auch bezüglich der Gestalt und Grösse ihrer Zellen differiren, wie die unten anzuführenden Beispiele der von A. Gris untersuchten Holzgewächse zeigen. Von frühster Entwicklungsperiode an treten im Marke luftführende Intercellularräume auf, theils in Form enger Interstitien verbleibend, theils weitere Lacunen bildend, in den zahlreichen Fällen hohl werdender Stengel im Internodium unter Absterben der Zellen zu den oben beschriebenen axilen Luftkanälen erweitert. Vgl. § 51, 52.

In den meisten dem Dicotyledonentypus angehörigen Stengeln werden, wie § 116 angegeben ist, die Elemente des Markes gegen die Innengrenze des Bündelrings enger; sie stellen an dieser, mit den innersten Theilen der Gefässbündel die als Markscheide unterschiedene Zone dar, auf welche im XIV. Capitel zurückzukommen ist. In ähnlicher Weise wird das Parenchym des monocotylen Bündelcylinders gegen die Aussenfläche dieses hin in der Regel engzelliger. In hohl werdenden Stengeln von Dicotyledonen und der Equiseten persistiren die engern peripherischen Markelemente; in denen der Monocotylen die der gesammten bündelführenden Zone, von welcher die Höhlung umschlossen wird.

Nach den vergleichenden Untersuchungen von A. Gris[1]) besteht das Mark dicotyler Holzgewächse anfangs durchweg aus Parenchym, in welchem constant Krystallschläuche und nicht selten sklerenchymatische Elemente auftreten. Mit der Ausbildung des jährigen Stammes oder Astes werden die Zellen des Parenchyms theils inhaltsleer, um dann zu vertrocknen, also Luft zu führen (leere Zellen, cellules inertes Gris), theils bleiben sie thätige Parenchymzellen (cellules actives), Assimilationsproducte, speciell Amylum und Gerbstoff nach den Vegetationsperioden wechselnd aufspeichernd und abgebend. Diese Activität dauert nach Gris Jahre lang, bei Platanus occidentalis, Gleditschia ferox, Betula alba, Quercus robur, Fraxinus ist sie bis ins 20te Lebensjahr verfolgt. Die activen Zellen sind von den leeren in der Regel durch geringere Grösse und dickere, fein getüpfelte Wände unterschieden.

Gänzlich leer und vertrocknet wird das Mark nur bei wenigen Gehölzen: Sambucus nigra. Bei den meisten besteht es entweder aus activen Zellen mit einzeln oder in grösseren Gruppen eingestreuten Krystallschläuchen; oder aus diesen Elementen und leeren in verschiedener Vertheilung. Ersteres nennt Gris homogenes Mark. Mit relativ geringer Zahl vereinzelter Krystallschläuche kommt dasselbe sehr zahlreichen Holzgewächsen zu: den untersuchten Arten von Pirus, Cydonia, Aronia, Quercus, Fagus, Betula, Alnus, Platanus, Ilex, Prinos, Buxus, vielen Ericaceen; durch eingestreute grössere Gruppen von dünnwandigen Krystallschläuchen inselartig durchsetzt oder auf dem Querschnitt reticulirt bei Pernettya, Rhododendron-Arten, Calluna vulgaris, Andromeda polifolia, Cladothamnus etc.

Das aus activen und leeren Zellen gemischte Mark nennt Gris heterogenes. Es setzt sich zusammen entweder aus einem leeren mittleren und einem activen peripherischen Theil: Lonicera fragrantissima, Abelia rupestris, Symphoricarpus vulgaris, Ligustrum, Ornus, Syringa vulgaris, Berberis vulgaris, Ulmus campestris, Celtis, Rhamnus sp.; oder es kommen zu dieser Disposition active Streifen in dem leeren Mitteltheil: Pirus Malus, Sorbus aucuparia, Aria torminalis, Crataegus Oxyacantha, Amorpha glabra; oder es ist überall gemengt aus wechselnden Streifen leeren und activen Gewebes, wobei letztere vorwiegend longitudinale Reihen bilden: Viburnum Tinus, Lantana, oder nach allen Seiten netzförmig anastomosirende Streifen: Rubus, Rosa[2]), Clethra; oder diaphragmenartige Querplatten: Magnolia, Liriodendron. In den Knoten und an der Grenze successiver Jahrestriebe ist das Mark durchschnittlich derber und bei heterogenen Formen reicher an activen Elementen.

Hinsichtlich der bei Gris nachzusehenden weiteren Einzelheiten des Baues besteht für jede Species eine grosse Constanz der Structur. Dass sich Arten gleicher Lebensweise aus nahe verwandten Genera einer Familie verschieden verhalten können, zeigen die von Rosifloren und Ericaceen genannten Beispiele.

Von dem Parenchym der primären Markstrahlen gilt wesentlich das

1) Sur la moelle des plantes ligneuses. Ann. sc. natur. 5. Sér. Tom. XIV, p. 26. pl. 1—7. Nouvelles Archives du Muséum d'hist. nat. VI, 201.

2) Vgl. Mohl, Poren d. Pflanzen-Zellgewebes p. 27, Fig. 27, 37, 38.

Gleiche wie für das die Markperipherie bildende. Die für Stämme mit secundärer Holzbildung in Betracht kommenden Besonderheiten vgl. im XIV. Capitel.

Die Aussenrinde der Stengel ist in den meisten Fällen, und zumal den die Regel bildenden, in welcher der Stengel entwickelte Laubblätter trägt, aus zwei mehr oder minder distincten Theilen aufgebaut, einem direct an die Epidermis grenzenden Hypoderma[1]), welches aus dickwandigeren, dicht vereinigten, oft collenchymatischen oder sklerotischen Elementen besteht und für den letztern Fall im folgenden Capitel noch zu besprechen sein wird; und einer dünnwandigeren innern Parenchymmasse, deren Zellen in der Regel nach innen zu successive weiter werden und immer lufterfüllte Interstitien oder Lacunen zwischen sich lassen. Beide Theile zeigen nach den Einzelfällen verschiedene Anordnung. Für die Dicotyledonenstengel kann man mit Schleiden[2] folgende Hauptformen unterscheiden.

a) Die Hypodermschicht umzieht den ganzen Stengel als distincte geschlossene mehrschichtige (Collenchym-) Lage, welche nur, wo Spaltöffnungen vorhanden sind, durch kleine zu diesen führende Lücken unterbrochen ist: viele Cacteen, Melianthus major, Euphorbia splendens, Syringa vulgaris, Begonia macularis, Ailantus glandulosa, Rosa, Aristolochia Sipho, Piper rugosum, Cacalia ficoides, Cotyledon coccinea.

b) Das collenchymatische oder sklerotische Hypoderm bildet längsverlaufende Bündel, welche mit collenchymfreien, bis zur Epidermis reichenden Längsstreifen dünnwandigen Parenchyms abwechseln. Jene liegen gewöhnlich in mehr oder minder vorspringenden Kanten des Stengels, diese zwischen letzteren. So in vielen kantigen Stengeln: Umbelliferen, Chenopodiaceen, Malvaceen, Solonaceen, Sambucus; — in anderen kantigen Stengeln, z. B. Labiaten, ist das collenchymatische Hypoderm in den Kanten mächtig entwickelt, zwischen denselben wenigstens in jeder Beziehung schwächer.

c) An die Epidermis grenzt ein collenchymatisches Hypoderm, welches nach innen zu allmählich in die dünnwandigere lockere Parenchymmasse übergeht und, wo Spaltöffnungen vorhanden sind, von dem zu diesen reichenden dünnwandigen Parenchym inselartig durchbrochen wird. So in der primären Rinde der meisten dicotyledonen Holzgewächse, z. B. Pirus, Aesculus, Salix, Cupuliferen, Betula, Acer, Hedera, Tilia u. s. w. mit mehr oder minder scharfer Abgrenzung und verschiedener Schichtenzahl der Hypodermlage. —

Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, ist selbst in den vorangestellten typischen Fällen die Abgrenzung und Mächtigkeit der festeren Hypodermlage sehr verschieden. Bei schwachen Stengeln, z. B. vieler Wasserpflanzen, wird sie vielfach ganz verwischt und eingeschränkt auf im Vergleich zu den tiefer liegenden geringere Weite und dichtere Verbindung der direct an die Epidermis grenzenden Zellen.

Seltener ist der umgekehrte Fall, dass dünnwandige lockere Parenchymschichten zunächst an die Epidermis grenzen und eine innere Zone eine den

---

1) Vgl. p. 236. Das Wort Hypoderma ist eingeführt von Kraus, Cycadeenfiedern Pringsh. Jahrb. IV.

2) Grundzüge, 3. Aufl. II, 152.

Bündelring umgebende — alsdann immer mehr oder minder sklerotische — mehrschichtige Scheide bildet; z. B. Papaver-, Thalictrumarten.

Ueber das Vorkommen von Spaltöffnungen und seine Beziehungen zu den in Rede stehenden Structurerscheinungen ist § 7, p. 50 zu vergleichen; über den Bau des Collenchyms § 26, p. 126. Das dünnwandige Parenchym der Aussenrinde ist, mit Ausnahme der wenigen überhaupt chlorophyllfreien Pflanzen, chlorophyllhaltig und zwar durchschnittlich in um so höherem Maasse, je näher es der Oberfläche liegt; es ist, wie schon angegeben wurde, immer von luftführenden Räumen durchsetzt, oft weit-lacunös. Auch die grossen Lacunen, Kammern und Luftgänge in den Stengeln der Wasserpflanzen (vgl. p. 223) liegen in der innern Parenchymmasse, und zwar derart vertheilt, dass sie, durch radiale, meist einschichtige Lamellen getrennt, zwischen einer dichteren, den Bündelring oder axilen Strang zunächst umgebenden und der hypodermen Zone einen Kreis bilden, oder in derselben Region in zwei bis mehrere alternirende Kreise gestellt sind. Ersteres bei Myriophyllum, Ceratophyllum, Elatine Alsinastrum, Callitriche, Utricularia vulgaris; letzteres bei Hottonia, Trapa, Hippuris u. a.

Im allgemeinen ähnliche, hier nicht ausführlicher zu besprechende Erscheinungen, auf welche im nächsten Capitel theilweise zurückzukommen ist, zeigt die Rinde der Monocotyledonenstengel. Vgl. Fig. 120, p. 280; Fig. 125, p. 285; Fig. 171, p. 384.

Auf die Rinde der farnartigen Gewächse soll, auch soweit sie hierher gehört, um Wiederholungen zu vermeiden, im folgenden Capitel zurückgekommen werden.

Die Stengel derjenigen chlorophyllführenden Pflanzen, bei welchen die Laubblätter schwach oder nicht entwickelt sind, und welche in Zusammenhang hiermit die Function des grünen Laubes ihrerseits übernehmen, sowie die zahlreichen Monocotylen mit den zugehörigen Laubblättern ähnlich gestalteten »Halmen« verhalten sich in sofern von den gewöhnlichen belaubten abweichend, als ihr Rindenparenchym den Bau der chlorophyllführenden Schichten centrisch gebauter Blattspreiten, welcher in § 121 zu beschreiben ist, erhält. Beispiele hierfür werden an dem bezeichneten Orte angegeben werden. Vgl. auch p. 275.

§ 120. Blattstiele und starke Blattrippen zeigen im allgemeinen ähnliche Structur des die Gefässbündel umgebenden Parenchyms wie die zugehörigen Stengel; die Lagen und Streifen dünnwandigen, collenchymatischen Parenchyms und vielfach auch sklerotischer Elemente setzen sich vom Stamm aus oft in sie fort[1]). Bei kleineren Stielen und Rippen sind die collenchymatischen oder sklerotischen Elemente ganz vorwiegend oder ausschliesslich um die Gefässbündel vorhanden. An dem Aufbau der grösseren nehmen wasserführendes und Chlorophyll-Parenchym in mannichfach wechselnder Form Theil. Für die streifenweise oder inselartige Anordnung luftführenden, von spaltöffnungsführender Epidermis bedeckten Parenchyms zwischen dichte — hier vorwiegend sklerotische — Massen mit spaltöffnungsfreier Epidermis (vgl. p. 50) sind besonders die grossen Farn-Petioli als Beispiele zu nennen. Am häufigsten geht jenes luftführende Parenchym in Form eines Längsstreifens jederseits

1) Vgl. Kraus, Cycadeenfiedern, in Pringsheim's Jahrb. IV.

vom Grunde der Lamina am Blattstiel hinab; bei Arten mit kriechendem Stamme, z. B. Hypolepis-, Pteris-Arten setzen sich die Streifen oft über die Seitenflächen dieses der Länge nach fort. Am Blattstiel der Baumfarne sind die Streifen öfters unterbrochen, eine Längsreihe kurzer Streifchen bildend, z. B. Cyathea medullaris. Auf der persistenten Blattbasis, dem Blattkissen, der Cyatheaceen tritt das luftführende Parenchym auf den Seiten und der Rückenfläche in Form runder oder oblonger, einige Millimeter breiter und tiefer, scharf umschriebener, inselartiger Gruppen auf, welche aus einer Masse vielarmig-sternförmiger, weite Lacunen zwischen sich lassender Zellen bestehen (vgl. p. 221) und von einem spaltöffnungsführenden Epidermisstücke bedeckt werden. Von den Lacunen führen anfangs enge luftführende Interstitien in das in der Tiefe liegende Gewebe. Schon in sehr frühem Entwicklungsstadium, in den untersuchten Fällen vor Beginn der Aufrollung und Entfaltung von Petiolus und Lamina, stirbt die Epidermis und die von ihr bedeckte Masse sternförmiger Zellen ab, letztere unter Verdickung und Gelbbraunfärbung ihrer Wände; die absterbende und zerbröckelnde Masse lässt ein von ihren Resten pulverig erfülltes Grübchen zurück, welches scharf abgegrenzt wird durch die Sklerose der umgebenden vielschichtigen Zellenlage. Diese setzt sich in dem ganzen Umfang an die derbe, sklerotische, braune, peripherische Rindenschicht, und erscheint im fertigen Zustande als ein eingebuchtetes Stück dieser. Vgl. Fig. 140 und 141 (p. 301, resp. Fig. 188 bei *f*.[1])

Auf das Eingehen in weitere Details des Baues von Blattstielen und -Rippen darf hier wohl, unter Verweisung auf einzelnes im nächsten Capitel noch nachzutragende, verzichtet werden.

§ 121. Der von den Rippen und den Gefässbündeln frei gelassene Raum der Blattlamina wird der Hauptmasse nach von Parenchym eingenommen, welches schlechthin Blattparenchym, speciell für flache Laubblätter nach Link[2] Diachyma oder Diploë, nach De Candolle[3]) Mesophyll genannt wird. In den wenig entwickelten, zumal den chlorophyllfreien Schuppen- und Niederblättern zeigt dasselbe keine bemerkenswerthen allgemeinen anatomischen Eigenthümlichkeiten. Für die grünen Laubblätter sind, zumal seit Treviranus'[4]) und Brongniart's[5]) Arbeiten besondere Erscheinungen seines Baues und seiner Anordnung bekannt. Organe anderen morphologischen Werthes, welche bei bestimmten Pflanzen die Functionen von Laubblättern übernehmen — Phyllodien, Phyllocladien, Halme etc. — verhalten sich diesen dem Bau ihres Parenchyms nach im Wesentlichen gleich, wie zum Theil schon oben angedeutet wurde, sie sind aus diesem Grunde hier gleichfalls zu besprechen.

Das Parenchym der in Rede stehenden Organe ist mindestens zum grossen Theile Chlorophyllparenchym in dem p. 123 bezeichneten Sinne des Wortes; die Beschaffenheit und Vertheilung dieses ist für die hier zu betrach-

1) Mettenius, im Bericht d. 34. Versamml. deutscher Naturf. zu Carlsruhe, p. 99. — v. Mohl, Baumfarne (l. c. siehe p. 302). — Karsten, Veget. Org. d. Palmen, l. c.

2) Philos. botan. Ed. 1, p. 176, 188.

3) Organographie, I, 271.

4) Verm. Schriften, I, 184; Physiol. I, 443. —

5) Recherches sur la structure et la fonction des feuilles. Ann. sc. nat. 1. Sér. T. XXI (1830) p. 420, pl. 6—18.

tenden Verhältnisse zunächst massgebend. Nach derselben sind zwei Haupttypen des Baues zu unterscheiden, welche allerdings durch intermediäre Formen verbunden werden.

1. Bei dem ersten Typus, welcher der centrische genannt sei, ist Chlorophyllparenchym rings um das Gesammtorgan gleichförmig verheilt — abgesehen von eingeschalteten Streifen ungleichnamigen Gewebes. Bei flachen horizontalen Theilen kommen geringe Differenzen nach Ober- und Unterseite vor.

Diesem Typus gehören die laubigen Zweige und »Halme«, die nicht horizontal gerichteten flachen und viele flache und horizontale Laubblätter an.

Die Zellen des Chlorophyllparenchyms sind, unter der Epidermis, geordnet in radiale und tangentiale Reihen; zwischen ihnen liegen immer lufterfüllte Räume, meist enge Interstitien. Ihre Gestalt ist je nach den einzelnen, unten zu exemplificirenden Fällen, rundlich-polyedrisch, oder quer, d. h. parallel der Oberfläche gestreckt; oder länglich-prismatisch oder cylindrisch und senkrecht zur Oberfläche des Gesammtorgans gestreckt. Letztere Form wird, nach ihrer Gestalt und Anordnung, nicht unpassend als Pallisadenzellen, Pallisadenparenchym bezeichnet[1]). Vgl. p. 124. Ihre Zellen sind in jeder der zur Oberfläche parallelen Schichten annähernd gleichhoch; zwischen ihren Seitenkanten liegen luftführende Interstitien, welche entweder ununterbrochen längs der ganzen Kante verlaufen oder jene p. 221 beschriebenen Reihen enger Spalten bilden.

Die Reihenanordnung des Chlorophyllparenchyms wird mit der Entfernung von der Oberfläche meist unregelmässiger; die Pallisadenform geht vielfach in die rundliche über.

Nach der Form, in welcher sich Chlorophyllparenchym und eventuell ungleichartige Gewebemassen an dem Aufbau des Gesammtorgans betheiligen, lassen sich zwei Hauptmodificationen des centrischen Typus unterscheiden, zwischen denen allerdings wiederum intermediäre gefunden werden.

a. Bei vielen Blättern ist die ganze Parenchymmasse Chlorophyllparenchym; dieses wird nach der Blattmitte zu allmählich grosszelliger, chlorophyllärmer, lockerer, manchmal selbst von grossen luftführenden Lacunen durchsetzt. Hierher gehören die nur aus wenigen Parenchymschichten bestehenden Blätter von Potamogeton-Arten, Ranunculus aquatilis; die Blätter von Chamaerops, Copernicia, Klopstockia, Physosiphon, Vanda, Cypripedium spec., manchen Gräsern wie Secale, Elymus arenarius, Triticum vulgare; Yucca filamentosa mit stark lacunösem Mitteltheil; Crassula-Arten (Fig. 180, p. 393), Dianthus Caryophyllus. Auch die Blätter der Isoeten[2]) sind hier zu nennen, mit ihren vier symmetrisch über den Querschnitt vertheilten, bei I. Hystrix und Durieui bis zur Epidermis reichenden Luftgängen (vgl. § 51). Das Blatt von Acorus Calamus mit rundzelligem Chlorophyllparenchym in der Peripherie und weit lacunösem Mitteltheil kann als Uebergangsform zu der zweiten Modification hier genannt werden. Die flachen Blätter der besprochenen ersten Modification verhalten sich vielfach zwischen denen der zweiten und dem bifacialen Typus intermediär.

1) Schacht, Lehrb. II, 118.
2) A. Braun, Monatsber. d. Berliner Acad. 1863, p. 154.

b. Das Gesammtorgan wird aufgebaut aus einer mehrschichtigen peripherischen Chlorophyllparenchymzone und diese ist mehr oder minder scharf abgesetzt von einem ihr ungleichen Mitteltheil oder einer Mittelschicht. Bei den laubigen Stengeln und Halmen, welche nach dem oben Gesagten sämmtlich in diese Kategorie gehören, besteht diese aus dem Bündelring oder Bündelcylinder, zu welchem eine ihn umgebende grosszellige, chlorophyllfreie oder chlorophyllarme innere Rindenparenchymzone hinzukommen kann (z. B. Salicornia); das Chlorophyllparenchym bildet die peripherische Rindenzone. So z. B. bei Cyperaceen-, Juncaceen-Halmen, Acorus, Casuarina, Bossiaea, Mühlenbeckia platyclados, Colletia horrida, Cacteen u. s. w.; auch die Equiseten sind hier zu nennen. — In zahlreichen, zumal succulenten und lederartigen Laubblättern und Phyllodien tritt eine Mittelschicht auf als eine der Gesammtform des Organs ähnlich gestaltete Masse, welche den inneren Raum ausfüllt und von dem Chlorophyllparenchym wie von einer Rinde rings umschlossen wird, bei manchen Aloë-Arten (A. tesselata, cuspidata, atroviens u. A.) letzteres streckenweise gleichsam durchbricht, um sich bis zur Epidermis fortzusetzen[1]. Sie besteht in der Regel aus relativ grossen, chlorophyllfreien, farblosen Zellen, welche wesentlich Wasser, resp. Saft führen; bei succulenten Pflanzen, z. B. manchen Aloë-Arten (A. soccotrina, plicatilis, arborescens) und anderen Monocotyledonen, Mesembryanthema, reich an dünnem Schleim (vgl. p. 123), und bei saftigen Blättern mit weichen, bei derben lederartigen mit dickeren, getüpfelten Wänden versehen sind. Ueber den Verlauf der Gefässbündel in oder an der Aussengrenze der Mittelschicht vgl. § 92, p. 317 und § 112, p. 395.

Beispiele für diesen Bau sind, ausser der schon genannten, zahlreiche Coniferen-Laubblätter z. B. Podocarpus-Arten, flachblättrige Araucarien, Pinus (Fig. 185, p. 397), das Blatt von Welwitschia (Fig. 187), die Blätter von Myrtaceen (Callistemon, Eucalyptus Gunnii, Melaleuca tetragona, linearifolia), Proteaceen (Hakea spec.), Statice monopetala, purpurea; die Phyllodien von Oxalis fruticosa, vielen Acacien u. a. m.; endlich zahlreiche Monocotyledonenblätter.

Von den nach den Arten ungemein mannichfaltigen Einzelerscheinungen sei zunächst bezüglich der Mittelschicht noch hervorgehoben, dass dieselbe bei vielen flachen Monocotyledonenblättern in ebensoviele Längsstreifen getheilt ist, als longitudinale Bündel (p. 313) durch das Blatt laufen, indem jedes dieser Bündel einer die Chlorophyllschichten beider Blattflächen verbindenden und zu letzteren senkrecht stehenden Lamelle ebenfalls chlorophyllführenden rundzelligen Parenchyms eingesetzt ist; z. B. Hemerocallis fulva, Narcissus pseudonarcissus, Hyacinthus orientalis, Ornithogalum umbellatum, Phormium tenax, manche Irideen, Bambuseen[2]) etc. Ferner wird die Mittelschicht bei den Blättern vieler Monocotyledonen, schmalblättrigen Eryngien, der Lobelia Dortmanna u. a. frühzeitig zerstört zur Bildung lysigener Luftgänge. Bei den rundblättrigen Allium- und Asphodelusarten mit gefässbündelfreier Blattmitte entsteht auf diese Weise die eine, weite, das Blatt durchziehende röhrige Höhlung; bei den Blättern, wo die Gefässbündel in persistente Parenchymplatten eingesetzt sind, mehrere mit diesen abwechselnde Gänge: zahlreiche bei obengenannten Nar-

1) Pfitzer, in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 64, Fig. 20.
2) Karelstschikoff, l. c. Vgl. p. 125.

cissus, Gräsern, Cyperaceen, Sparganium, Typha, Pandanus, Eryngien; je einer neben einer medianen persistenten Platte bei Lobelia Dortmanna.

In festen Monocotyledonen-Blättern tritt hierzu vielfach noch die im folgenden Capitel zu beschreibende, mehr oder minder vollständige Unterbrechung des Chlorophyllparenchyms durch longitudinale, meist die längsverlaufenden Gefässbündel aufnehmende Fasersklerenchymstränge; und manche andere Specialerscheinungen wechselnd ungleicher bündelfreier und bündelführender Längsstreifen, z. B. in den Blättern von Gräsern, starken Bromeliaceen u. s. f., deren Einzelbeschreibung hier zu weit führen würde.

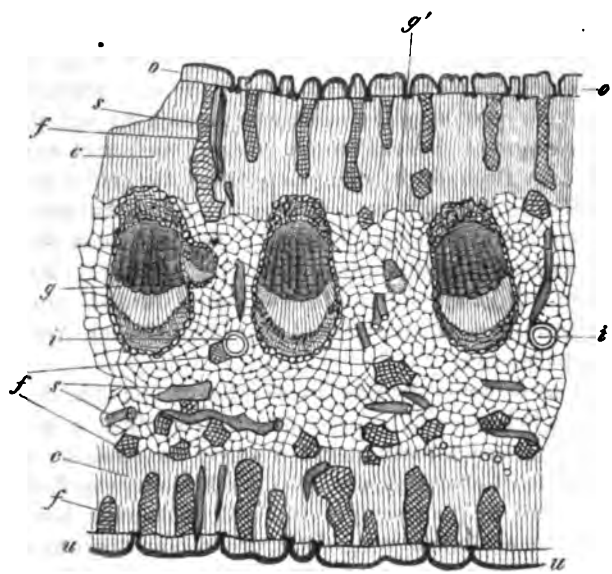


Fig. 187.

Bezüglich des Chlorophyllparenchyms sind als Beispiele für die Pallisadenform zu nennen die Blätter erwähnter Myrtaceen, Proteaceen, Statice-Arten, Welwitschia, die Stengel von Casuarina, Salicornia herbacea, Colletia horrida, Scirpus Holoschoenus, lacustris, palustris, Papyrus, Juncus effusus etc. Für die rundzellige Form die Blätter vieler Monocotylen, Mesembryanthema, die Stengel von Bossiaea, Mühlenbeckia platyclados, Cacteen, Juncus glaucus u. s. f.

In die Quere, d. h. parallel der Oberfläche gestreckte Zellen sind den schwertförmigen Blättern mancher Irideen eigen, wie Iris germanica, Gladiolus imbricatus und besonders Tritonia deusta. Bei Pinus- und Cedrus-Arten sind die Zellen des Chlorophyllparenchyms durch die oben p. 125 erwähnte tafel-

Fig. 187. Querschnitt durch das Blatt von Welwitschia mirabilis (40). *o* Epidermis der obern, *u* der untern Fläche, in ihren Einsenkungen Stomata. *g* Gefässbündelstämme, *g'* kleiner Bündelzweig, an dem mit *g* bezeichneten Stamme die Abzweigung eines solchen. *s* dicke, krystallführende Sklerenchymfasern, Hooker's Spicularzellen. *f* hypoderme und innere Stränge langer Sklerenchymfasern. *c—c* zartes chlorophyllführendes Pallisadenparenchym. Zwischen *c* und *c* das weitmaschige Gewebe der Mittelschicht. Vgl. Fig. 55, p. 140, Fig. 145, p. 344 und Fig. 157, p. 348. —

förmig polyedrische Gestalt und Wandeinfaltung ausgezeichnet. (Siehe Fig. 11, p. 37 und 27, p. 82.)

2. Dem zweiten Typus gehören nur flache horizontale Blätter an, und zwar die Mehrzahl dieser. Er ist dadurch charakterisirt, dass das Chlorophyllparenchym die ganze Blattsubstanz bildet und in zwei differente Schichten gesondert ist, von denen jede einer Blattfläche entspricht. Man kann ihn hiernach Zweiflächen-, bifacialen Typus nennen. Die Differenz beider Flächenlagen besteht allgemein ausgedrückt darin, dass die eine, der dem Lichte zugekehrten Flächen angehörige dichter, mit minder weiten Interstitien versehen — daher auch bei gleichem Chlorophyllgehalt der einzelnen Zellen dunkler grün — ist als die andere.

Die gewöhnliche Form ist diese, dass die dichtere Lage aus je nach der Dicke des Blatts einer bis mehreren Schichten Pallisadenzellen besteht, die andere aus vielarmigem oder lamellösem Lückenparenchym (vgl. p. 221), welches seiner hiernach spongiösen Beschaffenheit wegen auch »Schwammparenchym« genannt worden ist. Doch findet man auch öfters die Zellen beider Lagen von unregelmässiger Form und nur nach Grösse der Aussackungen und der durch diese verursachten Luftlücken verschieden, z. B. bei vielen Farnblättern wie Scolopendrium vulgare, Aspidium falcatum, filix mas etc. Weitere Beispiele zu nennen, ist unter Hinweis auf die flachen, oben dunkel-, unten mattgrünen Laubblätter von Dicotylen, Monocotylen (Lilium bulbiferum, Aroideen etc.) und Gymnospermen überflüssig.

Die dichte Parenchymschicht ist in der Regel weniger dick als die lacunöse, bei manchen lederigen Blättern kaum halb so dick, z. B. Malpighia macrophylla. Beide setzen sich meist ziemlich scharf von einander ab, doch kommt auch ganz allmählicher Uebergang vor. Bei den Blättern von Podocarpus-Arten, Cunninghamia sinensis, Sequoja sempervirens, Cephalotaxus, bei manchen Cycadeen, wie Encephalartos, Zamia integrifolia, grenzen an die Innenseite der dichten, mehr oder minder ausgeprägt pallisadenartigen Lage einige Schichten lockeren Parenchyms aus vorwiegend quer gedehnten (von den queren Elementen des Tracheidensaums, p. 396, zu unterscheidenden) chlorophyllhaltiger Zellen.[1])

Die dichte Parenchymschicht entspricht, wie erwähnt, immer der dem Lichte zugekehrten Fläche, die lockere der andern. Jene ist in der Regel die morphologisch und thatsächlich obere, diese die untere Blattfläche. Umgekehrt verhält sich dies bei den aufrechten und mit dem Rande einwärts gerollten Blättchen von Passerina hirsuta[2]), filiformis, ericoides, wo der dicht behaarten concaven Oberseite lacunöses, der convexen Unterfläche exquisit dichtes Pallisadenparenchym anliegt. In allerdings wenig ausgeprägter Weise findet ein ähnliches Verhältniss statt bei den Blättern von Juniperus communis und nana[3]) Bei den flachen Laubblättern von Allium ursinum, Alstroemeria, Geitonoplesium, Eustrephus, auch bei manchen Gräsern wird die morphologische Oberseite durch Torsion des Blattstiels oder der Blattbasis nach unten gekehrt; sie hat hier das lockere Parenchym und die factisch nach oben sehende untere das dichte.[4]) —

1) Siehe Thomas, Pringsheims Jahrb. IV, p. 37. — Kraus, ibid. p. 328 ff., 338.

2) Caruel, in Nuov. giorn. bot. Italiano I, 194. Schon angedeutet bei De Candolle, Organographie, I, 274. Vgl. oben p. 52.

3) Thomas, l. c. p. 39.

4) Treviranus, Physiol. I. p. 445. — Irmisch, Knollen- und Zwiebelgewächse, p. 4. — A. Braun, Botan. Zeitung 1870, p. 551.

Ueber die Stellung der kleineren Gefässbündel zu den beiden Schichten bifacialer Blätter vgl. S. 317. —

Wie schon angedeutet wurde, fehlt es nicht an intermediären Formen zwischen den unterschiedenen Haupttypen und herrscht innerhalb derselben in den Details die bunteste Mannichfaltigkeit.

Ueber die Vertheilung der beiden Haupttypen nach Blattformen und nach den Abtheilungen des Systems ist, nach den derzeitigen Kenntnissen, den wenigen oben angeführten keine allgemeine Regel hinzuzufügen. Die hervorgehobenen Sätze, dass nicht flache und nicht horizontal gestellte Blätter immer centrisches und nur horizontale und flache bifaciales Chlorophyllparenchym haben, gelten in dieser Form für alle hier in Betracht kommenden Gruppen und Familien. Sie können aber nicht weiter ausgedehnt oder umgekehrt werden, denn unter den flachen und horizontalen kommen bei nächstverwandten Formen die grössten Verschiedenheiten vor. So z. B. bifaciale Structur bei Dianthus barbatus, Statice latifolia, Melaleuca hypericifolia, Eucalyptus pulverulenta; Allium ursinum, Epidendron ciliare; centrische bei Dianthus caryophyllus, plumarius, Statice purpurea, Melaleuca linearifolia, Eucalyptus Gunnii; Allium nigrum, den oben p. 423 genannten dickblättrigen epiphytischen Orchideen.

Zu den im Vorstehenden beschriebenen Parenchymmassen kommt bei ielen, zumal derben Blättern eine ein- oder mehrschichtige Hypoderma-[1]) age hinzu, welche wohl immer eine Fortsetzung der gleichnamigen Lage des tengels oder Blattstiels ist. Sie besteht theils aus den im nächsten Capitel zu eschreibenden Elementen, anderntheils in vielen hierher gehörigen Fällen us wasserführendem dünnwandigem Parenchym, dessen Zellen miteinander nd mit der Epidermis in lückenlosem Verbande stehen, bei mehrschichtigen ypodermen nach innen zu an Grösse zunehmen, in allen diesen Beziehungen, uch in der Inhaltsbeschaffenheit also den Elementen einer mehrschichtigen pidermis entsprechen und von solcher nur durch ihre Herkunft zu untercheiden sind. Vgl. p. 35 und Fig. 44, p. 110. Sie bilden hiernach eine Verstärkung der Epidermis. Hinsichtlich ihrer Wandbeschaffenheit nähern sie ich, wiederum vielen Epidermiszellen entsprechend, oft dem Collenchym, so ass in vielen Fällen eine scharfe Trennung von diesem unthunlich ist. In den lättern der zu nennenden Pleurothallideen haben ihre Wände netz- oder spialfaserige Verdickungen, bei Physosiphon, den zu nennenden Bromeliaceen nd Aeschynanthus sind die zur Blattfläche senkrechten Seitenwände dieser leichsinnig wellig gefaltet.

Beispiele für diese Erscheinung liefern manche derbe Farnblätter, wie Popodium Lingua, Aspidium coriaceum; viele Commelineen, z. B. Tradescantiarten; alle darauf untersuchten Scitamineen, wie Musa, Strelitzia (Fig. 29, . 90), Heliconia, Canna, Maranta, Costus spec.; viele Palmen, wie Chamaerops, aryota u. a.; manche Gräser, z. B. Arundo Donax; viele Bromeliaceen (Broielia Caratas, Pholidophyllum zonatum, Aechmea, Hechtia, Tillandsia spec.), rchideen aus der Pleurothallideen-Gruppe: Pleurothallis ruscifolia, Lepanies cochlearifolia, Physosiphon Loddigesii, Octomeria graminifolia, Stelis spec.; andanus-Arten; Aroideen (Philodendron cannifolium, Anthurium membranuferum); Aeschynanthus spec.; Veronica speciosa, Lindleyana; Stenocarpus si-

1) Kraus, Cycadeenfiedern, l. c. — Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VIII.

nuatus; Mahonia Fortunei; Quercus glabra; Ilex aquifolium, ovata u. a. Sp. Rosmarinus officinalis; Nerium Oleander etc. etc.[1])

Die in Rede stehenden Hypodermschichten bestehen aus einer oder mehreren bis vielen Lagen von Zellen; sie sind in der Regel gleichmässig über die ganze Blattfläche ausgedehnt und nur an den Spaltöffnungen unterbrochen — entweder durch eine einfache intercellulare Luftlücke (z. B. Fig. 29, Strelitzia oder durch chlorophyllhaltige, eine solche Lücke umgebende Parenchymzellen. Auf der oberen Blattfläche sind sie meist mächtiger als auf der unteren, oder dort ausschliesslich vorhanden. Bei manchen Bromeliaceen (B. Caratas, Hohenbergia strobilacea), Orchideen, Aeschynanthus erreichen sie dort eine Dicke, welche $^1/_2$ bis über $^2/_3$ der ganzen Blattdicke beträgt. An den Blättern von manchen Gräsern, wie Arundo Donax, ist das dünnzellige Hypoderm auf schmale, mit den Gefässbündeln abwechselnde, von grossen blasigen Epidermiszellen bedeckte Längsstreifen beschränkt; an der Oberseite der Blattlamina von Chamaerops humilis ist es dick, grosszellig und mehrschichtig über den Hauptrippen, im übrigen einschichtig-kleinzellig.

§ 122. Der primäre Rindenkörper der Wurzeln[2]) besteht in der Regel ausschliesslich oder seiner Hauptmasse nach aus Parenchym, dessen Zellen, der ursprünglichen Meristemgliederung entsprechend, in senkrechte Längsreihen geordnet bleiben. (Vgl. p. 10—14.)

In den Phanerogamen-Wurzeln ist derselbe mehr oder minder scharf in zwei Schichten gesondert, eine äussere und eine innere. Erstere besteht aus durchschnittlich, aber nicht immer engeren, lückenlos oder wenigstens sehr dicht verbundenen Zellen, welche bei stärkeren Wurzeln im Querschnitt polyedrische Form zeigen, in mehrere concentrische, aber nicht genau radiale Reihen geordnet sind und nicht selten dickere, collenchymatische, manchmal sklerotisch werdende Wände haben; bei dünnen Wurzeln, z. B. Hordeum, Elodea, Lemna u. a., ist sie eine einfache hypoderme Zellenlage. Die innere Schicht besteht in sehr dünnen Wurzeln, wie Lemna minor, aus dem Minimum von zwei, meist aus mehreren, bei dicken Wurzeln (Fig. 168, p. 375) aus sehr zahlreichen concentrischen Zellenlagen, deren innerste immer die den axilen Strang umgebende Endodermis ist. Die Zellen der successiven Lagen sind ferner, wie in früheren Paragraphen öfters erwähnt wurde, meist dauernd in radiale, zumal bei Monocotyledonen sehr regelmässige Reihen gestellt. Sie lassen zwischen ihren abgerundeten Kanten luftführende Räume, welche in dem Mitteltheil der Schicht durchschnittlich am weitesten sind. Die grösseren luftführenden Lacunen und Gänge, welche in Wurzeln vorkommen (vgl. § 51), gehören der innern Schicht, resp. bei dicken Wurzeln ihrem Mitteltheil an. Der inneren Parenchymschicht der Wurzel gehören immer die p. 125 beschriebenen, bei Orchideen und Coniferen vorkommenden faserförmigen Wandverdickungen vorzugsweise oder ausschliesslich an.

Die successiven concentrischen Zellenlagen der inneren Schicht entstehen.

1) Vgl. Treviranus, Physiol. I, 450. — Thomas, Coniferen-Blätter, l. c. — Kraus. Pfitzer, l. c.

2) Vgl. die Arbeiten von Nicolai, Nägeli u. Leitgeb, van Tieghem, Janczewski u. A. welche p. 8, 365 und 370 citirt sind. — Reinke, in Hanstein's Botan. Abhandl., Heft 3. —

mit wenigen Ausnahmen, aus den initialen durch tangentiale Theilungen in centripetaler, bei Acorus Calamus und anderen Aroideen in centrifugaler Folge; in manchen Fällen (Zea, Helianthus, Palmen) treten die späteren tangentialen Theilungen in minder regelmässiger Succession auf. Wo die ganze Rinde aus einer einzigen Initialschicht hervorgeht, scheint (von der Epidermis abgesehen) die erste Tangentialtheilung dieser immer die Aussenschicht abzugrenzen, welche dann entweder ungetheilt bleibt oder wenige fernere Tangentialtheilungen, bei Stratiotes aloides in streng centrifugaler Folge, erfährt. Bei Linum (p. 13) setzt sich eine besondere Initialschicht für die einfache äussere der Rinde um den Meristemscheitel fort. Bei dem p. 14 beschriebenen Wurzeltypus mit querer gemeinsamer Initialzone des Vegetationspunktes scheint die Succession der Tangentialtheilungen gleichfalls nicht ganz regelmässig zu sein.

Die an die Epidermis grenzende, wie schon in Vorstehendem gesagt wurde, vielfach durch besondere Structur und immer durch lückenlose seitliche Verbindung der Zellen ausgezeichnete einfache Zellschicht wird von Nicolai mit dem Namen Endodermis bezeichnet. Da dieses Wort in vorliegender Arbeit für Zellschichten angewendet wird, welche, ohne Rücksicht auf den Ort ihres Vorkommens, durch bestimmten Bau charakterisirt sind, so kann diese Bezeichnung zunächst nicht beibehalten werden. Ihrer Stellung und Entstehung nach ist diese nach der hier durchgeführten Terminologie die hypoderme zu nennende Schicht der äussern Endodermis der Orchideen-Luftwurzeln (p. 133, 237) in den meisten Fällen aequivalent. Auch ihr Bau scheint in der That in manchen Wurzeln der für Endodermis charakteristische zu sein; so nach Nicolai bei Elodea, auch bei Acorus Calamus, so dass also das Vorkommen hypodermer Endodermis eine weitere Verbreitung hätte, als oben angegeben wurde. Hierüber sind fernere Untersuchungen anzustellen, weil die vorhandenen Daten, wie mir scheint, nicht hinreichende Sicherheit geben. Die untersuchten Orchideenwurzeln haben auch unter ihrer Endodermis eine dichtere, kleinzelligere Parenchymschicht und für die meisten Wurzeln ist die Endodermstructur der hypodermen Lage mindestens sehr zweifelhaft.

Entsprechend der in den übrigen Verhältnissen herrschenden Conformität, und abgesehen von den Differenzen in der ersten Anlegung und den später zu besprechenden Skleroseerscheinungen ist der Bau der Wurzelrinde bei den Filices, Hydropteriden und Equiseten dem für die Phanerogamen ähnlich. In jedem Sextanten des Scheitelmeristems (p. 20) wird die nach Abtrennung des Pleromcylinders und der Epidermis zwischen beiden bleibende Periblеminitiale durch eine Tangentialwand in eine äussere, die Anfangszelle der äusseren, und eine innere Anfangszelle der inneren Rindenschicht getheilt; erstere vermehrt die concentrischen Schichten durch vorherrschend in centrifugaler, letztere durch in centripetaler Richtung fortschreitende Tangentialtheilungen; die Gliederzahl jeder Schicht nimmt durch radiale Theilungen zu. Bei den Filices und Hydropteriden bildet sich die innerste, bei den Equiseten die zweitinnere Zellenlage zur Endodermis aus. In dünnen Wurzeln sind die Tangentialtheilungen wenig zahlreich, die radialen bleiben in manchen Fällen in der inneren Rindenschicht selbst ganz aus, so dass der axile Strang im Querschnitt von nur sechs Endodermiszellen, diese von eben so vielen relativ sehr grossen Rindenzellen umgeben werden. (Fig. 169, p. 378.)

Bemerkenswerth ist die bei den Polypodiaceen, Osmundaceen anscheinend verbreitete Erscheinung, dass die ganze Rinde frühzeitig dunkelbraune Membranen und lückenlosen Schluss derselben zeigt, ohne übrigens den Amylum-

gehalt zu verlieren, ein Verhalten, welches übrigens keineswegs bei allen Farnen auftritt, z. B. fehlt bei Scolopendrium, Ophioglossum, Marattiaceen u. s. f. — Die Isoëten, Selaginellen und Lycopodiaceen schliessen sich in den hier in Betracht kommenden Verhältnissen den beschriebenen Formen der Hauptsache nach ebenfalls an. Für Details und Entwicklungsgeschichte sei auf die citirten Specialarbeiten verwiesen.

Die Wurzelhaube besteht immer aus parenchymatischen, in jüngeren Stadien stärkereichen und lückenlos miteinander verbundenen Zellen. Mit dem Alter sterben diese bekanntlich successive ab, in vielen Fällen nach schichten- oder reihenweiser Ablösung, Exfoliation, welch' letztere ihren anatomischen Grund darin hat, dass die Grenzschichten der Wände zu amorphem Schleim desorganisirt werden. An den meisten Wurzeln ist die Zahl der successiven Schichten der Haube gross, die abblätternden Schichten werden andauernd durch nachgeschobene ersetzt, das Ende der Haube hat die oben, p. 10, 13 dargestellte conische Gestalt. In anderen Fällen erlischt die Nachschiebung neuer Schichten frühzeitig; so nach Caspary und Nicolai bei Nymphaeaceen, Aesculus, Najas, Lemna, Hydrilla, Hyacinthus, nach Janczewski bei Pistia, Hydrocharis. Bei den Nymphaeaceen ausser Nuphar ist die Haube persistent, in den anderen genannten Fällen, zumal bei der dünneren, wenigschichtigen Haube genannter Wasserpflanzen findet successives Absterben und Abblätterung statt. Die Hauptwurzel von Trapa natans hat keine Haube, jedoch nach Reinke wenigstens eine Andeutung derselben in Form einzelner Tangentialtheilungen der Epidermiszellen.

§ 123. Wie in früheren Abschnitten schon öfters erwähnt werden musste, sind die Grenzschichten, mit welchen Parenchymmassen an ungleichartige Gewebecomplexe anstossen, vielfach in Form distincter Schichten ausgebildet, welche zu den letzteren im Verhältniss von Scheiden stehen. Zu diesen gehören im Grunde schon die besprochenen Hypodermschichten der Laubblätter, die Grenzschichten zwischen scharf abgesetztem Mitteltheil und Chlorophyllparenchym centrisch gebauter Blätter (vgl. Fig. 185, p. 397). Besonders aber sind hier noch zu nennen die schon § 27 und 56 betrachtete Endodermis vieler Luftwurzeln und die Parenchymscheiden, welche zu den Gefässbündeln oder zu bestimmten Complexen dieser in unmittelbarer Beziehung stehen. Je nachdem die eine oder die andere dieser Beziehungen stattfindet, also nach ihrer Stellung, sind zunächst zu unterscheiden solche Parenchymscheiden, welche je ein Gefässbündel — und alsdann oft auch den dieses eventuell begleitenden Faserstrang — umschliessen; und zweitens andere, welche im Stamme den Bündelring oder -Cylinder von der Umgebung abgrenzen. Die Bezeichnung der beiderlei unterschiedenen Formen nach ihrer Stellung ergibt sich selbstverständlich. Insofern in den Wurzeln und Stengeln axile Gefässstränge oder Bündelring oder -Cylinder dem primären Plerom, die sie aussen umgebende Parenchymscheide der innersten Periblemschicht entsprechen, ist für letztere der Name Pleromscheide[1]) passend, selbst für die möglicher Weise vorkommenden Fälle, dass die nach der primären Meristemgliederung gewählten Namen nicht ganz genau zutreffen sollten.

1) Sachs, Lehrb. p. 126.

Eine innen, markwärts von dem Bündelring verlaufende Scheide findet sich nur bei einigen, p. 129 erwähnten Equiseten.

Die Pleromscheide der Phanerogamenstengel liegt auch ausserhalb der die peripherischen Bündel des Cylinders begleitenden Faserstränge, wo solche vorhanden sind. Von diesen oder den Siebtheilen der Gefässbündel ist sie nach van Tieghem [1]) immer durch eine ein- oder wenigschichtige Parenchymzone getrennt, und diese bildet die Fortsetzung des Pericambiums der Hauptwurzel, während die Pleromscheide selbst sich aus letzterer direct in den Stamm fortsetzt.

Sowohl die Plerom- und Ringscheiden als diejenigen der einzelnen Gefässbündelstämme treten in zwei Hauptformen auf, nämlich in Form der Endodermis, oder in der einer einfachen Zellschicht, welche mit der Endodermis übereinstimmt durch die dichte seitliche Verbindung ihrer Elemente, aber der charakteristischen Wandstructur jener entbehrt, vielmehr von der Umgebung nur ausgezeichnet ist durch wenig auffallende Verschiedenheiten der Zellenform und durch andauernden Reichthum an kleinen Amylumkörnern. Nach letzterer Eigenschaft ist sie von Sachs Stärkeschicht genannt worden. Dass auch die Endodermis öfters durch Stärkereichthum ausgezeichnet ist, wurde schon p. 132 gesagt. Auch andere Besonderheiten des Inhalts, wie Gerbstoffreichthum, charakteristische Pigmente u. s. f. kommen in beiden Fällen öfters vor. Ausser der hierdurch schon angedeuteten Annäherung zwischen Stärkering und Endodermis finden sich Formen, von welchen es zweifelhaft ist, ob ihnen die eine oder die andere Bezeichnung zukömmt, also intermediäre; z. B. die Pleromscheide im Stengel von Lactuca virosa; die Bündelscheide im Stengel von Ranunculus fluitans, vgl. die Erklärung von Figur 153, p. 345. Beide Formen der Scheide können sich je nach den Arten am gleichen Orte wechselsweise vertreten: die Pleromscheide tritt z. B. im hypocotylen Gliede von Helianthus annuus als Stärkeschicht, in dem von Tagetes patula als exquisite Endodermis auf. — Um die dünnen Gefässbündel, zumal die Bündelenden der Laubausbreitungen geht meist eine von den beiden unterschiedenen differente, aus langgestreckten Elementen bestehende, an den peripherischen Enden in das Epithem allmählich übergehende Parenchymscheide. (Vgl. § 111.)

In Form der Endodermis tritt die Scheide der einzelnen Gefässbündelstämme auf um die axilen Stränge der Wurzeln und der meisten mit solchen versehenen Stengel, die Bündel fast aller Farne, die Bündel im Stamm und in den Blättern bestimmter, phanerogamer Pflanzen. Den hierfür schon in § 27 und Cap. VIII mitgetheilten Fällen und Beschreibungen sind hier hinzuzufügen die Bündel der Blätter von Hottonia, Cortusa, Dodecatheon, Cyclamen, Soldanella, Trientalis [2]); die des Stengels von Caltha palustris, welche nach Russow von einer ganz oder theilweise sklerotischen Endodermis umgeben werden; und besonders, nach den Angaben desselben Autors [3]) und Schwendener's [4]), die Bündelstämme in den Blättern von Cyperaceen, Juncaceen und Gräsern, bei welchen die meist frühzeitig sklerotisch-verdickte Endodermis zwischen dem Gefässbündel und dem dasselbe umscheidenden Sklerenchymstrang liegt.

---

1) Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. 16, p. 112.
2) v. Kamienski, Privatmittheilung.
3) Vergl. Unters. 169, 170.
4) Das mechan. System, p. 17.

Eine den ganzen Bündelring umscheidende Endodermis findet sich sowohl rinden- als markwärts von diesem bei den p. 129 aufgezählten Equisetum-Arten. Bei anderen Arten dieser Gattung, z. B. E. palustre, Fig. 149, p. 342, geht sie nur rindenwärts um den Bündelring, und das gleiche Verhalten findet statt bei der Endodermis-Pleromscheide, welche den Ring resp. Cylinder von Phanerogamen-Stengeln umgibt. Als exquisite Beispiele für das Vorkommen dieser wurden schon p. 129 die Stengel von Cobaea, Tagetes, Lobelia spec., die Rhizome von Scitamineen, Cyperaceen u. s. w. genannt. Nach Untersuchungen Dr. v. Kamienski's, welche mir privatim mitgetheilt wurden, sind diesen zahlreiche Dicotyledonen hinzuzufügen: Linaria, Pedicularis spec., Camelina, Capsella; Atriplex patula; Euphorbia spec., Mercurialis; sämmtliche Primulaceen, nach Vöchting[1]) die Melastomaceen. Fernere Untersuchungen werden zu entscheiden haben, wieweit die Endodermstructur der Plerom- und Gefässbündelumgrenzung in den Stämmen und Blättern überhaupt verbreitet ist.

In Form des Stärkerings oder der Stärkeschicht[2]) ist die Pleromscheide, soweit aus den vorliegenden Untersuchungen geschlossen werden kann, im Stengel der meisten Dicotyledonen entwickelt. Sachs gibt sie z. B. an in den Keimpflanzen, zumal dem hypocotylen Gliede von Helianthus annuus, Cucurbita, Phaseolus, Iberis, Raphanus, Prunus, Amygdalus, Convolvulus, Quercus, Acer, Ricinus (vgl. Fig. 154, p. 346), in den Stolonen der Kartoffel, im erwachsenen Stengel von Dahlia, Ricinus. Die Stärkeschicht ist in diesen Fällen entweder um den ganzen Bündelring gleichförmig entwickelt, z. B. Fig. 154, oder sie ist nur auf der Aussenseite der Gefässbündel stärkehaltig, z. B. im Stamme von Brassica oleracea; oder nur über den Markstrahlen des Ringes (Triebe von Atragene alpina). In den letzteren Fällen ist die Schicht, soweit sie keine Stärkekörner führt, schwer unterscheidbar.

Um die einzelnen Bündelstämme ist eine als Stärkeschicht entwickelte, alsdann auch den begleitenden Faserstrang umfassende Scheide vorhanden, in den Blättern von Dicotyledonen und im Stamme und Blattscheide von Monocotylen (z. B. Gräsern wie Triticum, Zea). Bei den ersteren umgibt sie den äussern Rand der Bündel, bei den Monocotyledonen den innern (vgl. Fig. 151, p. 344).

Was die Umscheidung der letzten Verzweigungen und Enden der Gefässbündel betrifft, so werden diese, wie schon § 111 gesagt wurde, in den Laubausbreitungen angiospermer Pflanzen umgeben von einer Lage dem Verlaufe des Bündels gleichsinnig gestreckter Parenchymzellen, welche dem Bündel dicht anliegen und seitlich mit einander lückenlos verbunden sind. Ihre dem Bündel abgekehrten Flächen grenzen vielfach an die luftführenden Interstitien des umgebenden Parenchyms und sind ähnlich den Wänden des vielarmig lacunösen ausgebuchtet, wo sie an solches anstossen. Sie sind in vielen Blättern gleich ihrer Umgebung chlorophyllreich, z. B. Fuchsia, Papaver, Primula sinensis, Zea, Triticum (vgl. Fig. 173, 175, 178, p. 387—390); bei dicken Blättern oft arm oder frei von Chlorophyll. —

1) l. c. vgl. p. 268.
2) Sachs, Bot. Ztg. 1859, p. 177, Taf. VIII, IX; Pringsheim's Jahrb. III, 194.

Capitel X.

Anordnung von Sklerenchym und sklerotischen Zellen.

§ 124. Sklerenchym und sklerotische Zellen bilden, wie ihre anatomischen Eigenschaften anzeigen und wie durch Schwendener nachgewiesen wurde, den Festigungsapparat der Pflanze; ersteres der bezeichneten mechanischen Function specifisch und fast ausschliesslich angepasst, letztere zugleich in verschiedenem Maasse anderen Functionen dienend; beide durch vielfache Uebergänge miteinander verbunden. Beide können hiernach mit einem gemeinsamen Namen, Stereiden, Sterenchym, ihre Complexe nach Schwendener Stereome genannt werden. Auch die Collenchymmassen schliessen sich, als vergängliche, und oft in Sklerenchym übergehende Festigungsapparate unmittelbar an das Sterenchym an und sind bei dessen Betrachtung vielfach zu berücksichtigen. Von den sklerotischen Endodermen, welche in frühern Capiteln besprochen wurden, gilt das Gleiche.

Schwendener hat in seiner oft erwähnten ausgezeichneten Arbeit [1]) sowohl ie Anordnung der Sterenchymmassen, als ihre physiologischen Verhältnisse o eingehend und umfassend behandelt, dass eine ausführlichere Darstellung ler ersteren in der hier zulässigen Ausdehnung immer ein Excerpt aus jener rbeit sein oder einem solchen gleich sehen müsste. Ich glaube daher auf das enannte Buch ein für allemal verweisen, bezüglich der zur Festigung der Geammtorgane, wie Stengel, Blattstiele u. s. w., dienenden Sterenchymmassen ur kurze Andeutungen geben, und nur auf einige in Schwendener's Arbeit eniger berücksichtigte Punkte näher eingehen zu sollen.

In den Vegetationsorganen der Phanerogamen, denen sich aus den farntigen Gruppen in dieser Beziehung besonders die Equiseten und die landbeohnenden Isoëten anschliessen, ist das Sklerenchym meist durchweg schärfer fferenzirt als bei der Mehrzahl der Farne. Letztere seien daher nachträglich sonders besprochen und vorläufig von der Betrachtung ausgeschlossen.

§ 125. Sklerenchymfasern oder ihnen sehr nahe kommende skletische, gestreckte Zellen treten hier allgemein in Theilen, welche egung und Zug ausgesetzt sind, auf, zu Strängen, Schichten, Scheien vereinigt, welche das Gesammtorgan der Länge nach durchziehen.

Ihrer Anordnung nach findet man zunächst die Stränge oder Schichten hyderm, theils direct an die Epidermis angelehnt, theils nur durch eine oder nige Zellenlagen von ihr getrennt. Es ist eine verbreitete Erscheinung, dass it Chlorophyllparenchym abwechselnde Längsstreifen sowohl kantiger als runr Stengel und Blattstiele einen hypodermen Faserstrang enthalten, welcher, ch innen mehr oder minder convex oder in Form einer starken Leiste vorringt. So bei zahlreichen »Halmen« von Cyperaceen, Juncus-Arten, von Panim turgidum. In kantigen oder riefigen Dicotyledonen-Stengeln sind die entrechenden Längsstreifen meist collenchymatisch; sklerenchymatisch werden

1) Das mechanische Princip etc. Leipzig 1874.

sie bei manchen Umbelliferen (Chaerophyllum bulbosum), Papilionaceen (Spartium monospermum), den Casuarinen; ferner bei Ephedra und den Equiseten.[1] Dieselben Erscheinungen treten in grosser Verbreitung auf in derben harten Blättern. Dicke, oft tief einspringende hypoderme Sklerenchymleisten durchziehen die Lamina bei Cyperaceen, Typha, Sparganium, Dasylirion, Phormium, Palmen etc.[2]), in flachen Blättern vielfach mit den unten noch zu erwähnenden, ihnen eingesetzten Gefässbündeln senkrecht von einer Fläche zur andern durchgehende Platten bildend. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Rippen mancher derber Dicotyledonenblätter, indem von einer oder von beiden Seiten ein Faserbündel in sie einspringt, an oder zwischen welchem die Gefässbündel befestigt sind; z. B. Eriobotrya japonica, Theophrasta ornata, Laurus, Passerina filiformis, Rosmarinus u. a. m. Auch hier kommen vielfach Intermediärformen zwischen Collenchym und Sklerenchym vor. Zahlreiche beiderseits tief einspringende Sklerenchymfaserplatten durchziehen das Blatt von Welwitschia (Fig. 187, p. 425). In den Blättern der terrestrischen Isoëten[3]) läuft auf der Vorder- und Hinterfläche der Mittellinie und in jeder der beiden Randkanten ein hypodermer Faserstrang; zwischen diesen vier können je nach den Arten noch kleinere auftreten.

In den meisten Stengeln und Blättern sind die Faserstränge gegen die mit ihnen alternirenden heterogenen Streifen seitlich bis zur Epidermis scharf abgegrenzt. In andern stehen sie seitlich mit einander in Verbindung durch eine continuirliche, aus wenigen Lagen bestehende hypoderme Faserschicht, in welche sich ihre Seitenränder fortsetzen, welche der ganzen Innenfläche der Epidermis folgt und nur an den Spaltöffnungen unterbrochen ist; z. B. Stengel von Equisetum hiemale, Casuarina.

An letzteres Verhalten schliessen sich die bei derben lederartigen Blättern vielfach vorhandenen hypodermen Faserschichten, welche durchschnittlich wenige Lagen stark die ganze Fläche ziemlich gleichmässig umziehen, in den Rändern und Kanten stärker werdend, im übrigen regelmässig an den Spaltöffnungen, selten anderwärts durch kleine Lücken unterbrochen. Solche Faserschichten[4]) kommen zu zahlreichen derben Bromeliaceen-Blättern[5]) (Ananassa, Bilbergia zebrina, Bromelia Caratas etc.); den Blättern einzelner Orchideen (Vanda furva, Renanthera coccinea), den Blattfiedern vieler Cycadeen, z. B. Cycas, Encephalartos, theils ringsum, theils an der Oberseite; den meisten lederigen Coniferenblättern[6]) (Fig. 183, p. 396, Fig. 185, p. 397 und Fig. 27, p. 82); sie bilden eine dicke ununterbrochene Schicht an der Blattoberseite von Jacquinia ruscifolia, eine vielfach unterbrochene an der Unterseite dieses Blattes und beiden Seiten desjenigen von Theophrasta ornata und Olea-Arten. Den meisten lederigen Blättern fehlt übrigens diese Form des Festigungsapparates und zwar ist dies der Fall selbst bei solchen Arten, welche den genannten

1) Vgl. Pfitzer, in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 60. — Mettenius, Hymenophyllaceae p. 489. — Jochmann, Umbelliferarum structura p. 8.

2) Vgl. Pfitzer, l. c. — Mohl, Palm. Struct. Tab. K, L. — Karsten, Veget. Org. d. Palmen.

3) A. Braun, Monatsber. d. Berlin. Acad. 1868, p. 588.

4) Vgl. Pfitzer, l. c. 5) Mohl, Verm. Schriften, p. 265, Taf. X.

6) Vgl. Kraus, Cycadeenfiedern l. c. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1871, p. 7. — Thomas, Pringsh. Jahrb. l. c.

nächstverwandt und ähnlich sind, z. B. den meisten lederigen Orchideenblättern, Pholidophyllum zonatum, Zamia integrifolia, Taxus, Cephalotaxus spec., Tsuga canadensis, Abies amabilis etc.

Eine zusammenhängende, zwei- bis mehrschichtige Faserbekleidung zeigen ferner die Luftwurzeln von Philodendron Imbe, Rudgeanum u. a. Arten.[1] Bei Cyperaceen, z. B. Carex-Arten, ist die Aussenschicht der Wurzelrinde oft in hohem Grade und durch viele Zellenlagen sklerotisch. —

Die zweite Form der Vertheilung der Sklerenchymmassen ist diese, dass dieselben in grösserer Entfernung von der Epidermis, in den inneren Regionen liegen und zwar entweder zu einer zusammenhängenden Ringschicht oder zu isolirten Strängen vereinigt.

Ersteres Verhalten findet sich in einer Anzahl von Stengeln in der Form, dass der Faserring in der Aussenrinde liegt, innen und aussen an Parenchymschichten grenzend: Triebe von Berberis vulgaris; Caryophylleen wie Dianthus plumarius, Gypsophila altissima, Silene italica; Cucurbitaceen, kletternde Aristolochien, wie A. Sipho[2]. Meistens aber liegt der Faserring in der Aussengrenze des Bündelrings oder -Cylinders, derart dass er die Bündel, oder in letzterem Falle die äusseren derselben in sich aufnimmt oder dass dieselben sich an ihn anlehnen. Der Ring gehört in diesem Falle, auch bei Berberis[3] und wohl auch in den anderen mit dieser genannten Pflanzen, seiner Entstehung nach der äusseren Pleromzone an, er bezeichnet mehr oder minder scharf die äussere Pleromgrenze. Diese Erscheinung ist vorwiegend verbreitet in Monocotyledonen-Stengeln. Sie findet sich im Halme vieler Gräser, mancher Cyperaceen und Juncaceen, und zwar entweder combinirt mit dem Vorkommen hypodermer Faserleisten, welche, als Fortsätze des Ringes, diesen mit der Epidermis verbinden, z. B. Piptatherum, Molinia, Bromus spec.[4], oder von aussen bis dicht an ihn vordringen, ohne ihn zu erreichen (Alopecurus pratensis, Panicum turgidum, Juncus paniculatus), oder endlich theils dieses theils jenes Verhalten zeigen (Cladium Mariscus). Andere den genannten Familien angehörende Pflanzen zeigen den Sklerenchymring nur mit einzelnen Leisten der Epidermis verbunden; oder ohne diese Verbindung und nur mit vorspringenden Rippen, welche eingesetzten Gefässbündeln entsprechen, auf seiner Aussenseite; z. B. Rhynchospora alba, Juncus bufonius, Pennisetum longistylum. An die letzteren Fälle schliesst sich dann der glatt und scharf begrenzte sklerotische Ring an, welcher, mit mannichfaltigen Einzelmodificationen, die Aussengrenze des Cylinders bildet und die peripherischen Gefässbündel aufnimmt oder stützt, bei den meisten Monocotyledonen-Laubstengeln: Restiaceen, Eriocauleen theilweise, Commelineen, Melanthaceen, Liliaceen, Smilaceen, Tamus, Irideen, Orchideen, Alismaceen, Typhaceen u. s. w., und bei den meisten, auch den oben genannten Familien angehörenden Rhizomen.

Dieselbe Erscheinung eines die Bündel aussen direct stützenden oder aufnehmenden Sklerenchymrings findet sich bei zahlreichen Dicotyledonenstengeln

1) van Tieghem, Struct. des Aroidées l. c.
2) Vgl. Treviranus, Physiol. I, 209. — Caspary, Pringsh. Jahrb. I, 444. — Sanio, Bot. Ztg. 1864, 222. — v. Mohl, Palm. struct. Tab. H. — Mettenius, l. c.
3) Vgl. Schmitz, l. c. (p. 409).
4) Vgl. Schwendener, l. c.

wieder: Caryophylleen, z. B. Silene catholica, Saurureen, Podophyllum, Thalictrum-Arten (auch im Blattstiel), Papaver, Plantago, Trientalis, Hypochaeris radicata u. a. m.[1])

Selten ist, bei Dicotyledonenstengeln, der umgekehrte Fall, dass eine continuirliche Sklerenchymschicht die ganze Innenseite des Gefässbündelrings stützt. So bei holzigen Piperaceen: Artanthe, Chavica spec.[2]) und besonders exquisit in den Trieben von Bougainvillea spectabilis.

Häufiger als zusammenhängende Ringschichten sind in derben festen Organen längsverlaufende Faserstränge in nicht hypodermer und zu den Gefässbündeln ganz oder streckenweise nicht in directer Beziehung stehender Anordnung, Beispiele hierfür die cylindrischen oder prismatischen Stränge im Parenchym des Blattes und Petiolus von Marantaceen, Palmen, Dracaenen, Pandanus, welche ihrer Stellung nach mit hypodermen durch mancherlei Uebergänge verbunden sind; die Stränge im Blattinnern von Welwitschia (Fig. 187), im Rindenparenchym von Ephedra, die p. 242 und 282 genannten, in Fig. 171, p. 384 dargestellten Stränge in den Internodien mancher Potamogetonen; die im Parenchym des Stammcylinders mancher Palmen (Astrocaryum, Cocos, Leopoldinia, Lepidocaryum sp.[3])), zwischen den Gefässbündeln, und die in der Rinde der meisten Palmenstämme verlaufenden Bündelchen; die zahlreichen Stränge im Rhizom von Acorus[4]), in der Wurzelrinde von Phoenix, Cocos spec.[5]), der Pandaneen und in dem axilen Cylinder der starken Wurzeln derselben (vgl. p. 376) und der Iriarteen.

In vielen der genannten Fälle verlaufen die Faserstränge isolirt, ohne Zusammenhang mit den Faserbegleitungen der Gefässbündel; z. B. den genannten Wurzeln, bei Ephedra, Welwitschia; auch in den Dracaenablättern, soweit meine Erfahrung reicht.

Das Blatt von Dr. reflexa[6]) ist für das blosse Auge der Länge nach durchzogen von über 30 Nerven, etwa 18 stärkeren, dunkleren, hie und da durch feine Querästchen anastomosirenden: den in der Mittellamelle des Blatts liegenden Gefässbündeln (vgl. p. 332), und mit diesen abwechselnden blasseren. Letztere sind einfache Faserbündelchen. Sie liegen nicht in der Mittellamelle des Blatts, sondern unter beiden Flächen, von der Epidermis durch eine bis zwei Lagen Chlorophyllparenchym getrennt. In dem Zwischenraume zwischen zwei Gefässbündeln liegen meist je 3—5 (zunächst dem Rande 1—0), so dass die Gesammtzahl gegen 50 beträgt, welche mit unbewaffnetem Auge nicht alle deutlich unterschieden werden können. Die kleinsten sind nur 5—7, die stärksten etwa 3mal soviel Fasern stark. Die Bündelchen hören, allmählich verschmälert, unterhalb der Blattspitze und dicht über der Blattbasis auf und anastomosiren nicht. Auch in die Stammrinde sah ich sie nicht eintreten. Für andere Faserstränge ist die anatomische Beziehung zu den Gefässbündelumkleidungen noch zu untersuchen. Für die der Potamogetonen wurde schon p. 242 angegeben.

---

1) Vgl. Schwendener, l. c. p. 143 und die Citate der Anm. p. 259, 260.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, 214.
3) v. Mohl, Palm. Structura; Verm. Schriften p. 155, 170.
4) van Tieghem, Struct. des Aroidées l. c.
5) v. Mohl, Palm. struct. p. XX.
6) Die Bestimmung der Species nicht ganz sicher.

dass sie in den Knoten miteinander und mit den Gefässbündeln anastomosiren. Die der Palmenrinde setzen sich, wie p. 276 beschrieben, nach Verlauf durch viele Internodien theils in reine Faserbündel, welche in die Blätter austreten, fort, theils gehen sie über in die Faserbekleidung ebenfalls in Blätter austretender Gefässbündel. Im Zusammenhang hiermit steht die ebenfalls oben schon beschriebene Erscheinung der Zwischenformen zwischen reinen, und kleine complete Gefässbündel oder einzelne Siebröhren einschliessenden Fasersträngen bei den letztgenannten Pflanzen.

Es mag hier der Ort sein, an die Faserstränge zu erinnern, welche in Pinusblättern und Philodendron-Wurzeln einen Secretgang umschliessen. Vgl. p. 213; Fig. 185, p. 397; Fig. 168, p. 375.

Die bisher beschriebenen Erscheinungen zeigen eine weitgehende Unabhängigkeit der Anordnung von Fasersträngen und Faserscheiden von dem Verlauf der Gefässbündel; andererseits aber auch nahe Beziehungen zwischen beiden. Entsprechend der Anlehnung der Gefässbündel an die beschriebenen Ringe resp. Scheiden in den Stengeln, oder der Einschliessung derselben in diese tritt ferner, zumal bei den oben genannten Monocotyledonen, Anlehnung der Gefässbündel an den inneren Rand der einspringenden hypodermen Faserleisten, oder Einschliessung jener durch letztere in weiter Verbreitung auf. In den flachen Blättern mit senkrecht durchgehenden Faserleisten ist letzteren oft ein Bündel in der Mitte, oder mehrere übereinander und neben der Mitte eingesetzt. Daneben finden sich, wenigstens bei den Monocotyledonen, oft andere Leisten oder Stränge, welche jenen im Bau ganz gleich sind, aber kein Gefässbündel tragen, sei es dass sie zu einem der letzteren wenigstens in sofern in Beziehung stehen, als sie vor dasselbe gestellt sind; sei es dass auch diese Relation fehlt.

Insofern die Gefässstränge sich an die des Sklerenchyms anlehnen oder von letztern eingeschlossen werden, stehen letztere zu jenen in dem Verhältniss von Scheiden. Das nämliche Verhältniss findet, wie schon oben, § 99 und folgende, angegeben ist, in weiter Verbreitung auch bei denjenigen Gefässbündeln statt, welche nicht an continuirliche Sklerenchymscheiden oder Hypodermstränge angelehnt sind: die Sklerenchymfasern folgen ihrem Verlaufe, als Bündelscheiden (p. 330), welche sowohl als localer Schutzapparat für das einzelne Bündel, wie als Festigungsapparat für das Gesammtorgan dienen können. Sie bilden mit den Gefässbündeln Fibrovasalbündel (p. 331). Sklerotische Endodermis kann, wie in früheren Paragraphen hervorgehoben wurde, an dieser Leistung Theil nehmen. Zwischen den rein dem Bündel folgenden Scheiden und der Anlehnung an anderweitig fixirte Sklerenchymmassen finden sich, wie Schwendener ausführlich dargestellt hat, die mannichfachsten Intermediärformen.

Unabhängig von diesen Stellungsverhältnissen ist die Faserumscheidung des Gefässbündels entweder ringsum geschlossen, oder theilweise unterbrochen, oder nur partiell, d. h. auf ein relativ kleines Stück des Umfangs beschränkt. Das erstgenannte Verhältniss der Ringsumscheidung tritt selbstverständlich in jenen oben erwähnten Fällen ein, wo die Bündel einem geschlossenen Sklerenchymring vollständig eingesetzt sind. Es findet sich ferner auch bei anderer Form des Ein- oder Ansatzes und bei getrennt verlaufen-

den Fibrovasalsträngen, zumal, aber nicht ausschliesslich in Monocotyledonen. Bei isolirten collateralen Fibrovasalsträngen ist alsdann die Faserscheide selten ringsum von annähernd gleicher Dicke, z. B. im Rhizom von Carices. In der Mehrzahl der Fälle ist sie auf der Aussenseite, wo sie den Siebtheil umfasst, stärker als an dem Innenrande des Bündels, seltener tritt das umgekehrte Verhältniss ein, z. B. im Rhizom von Scirpus lacustris, in der Peripherie des Stengels von Saccharum officinarum, Bambusa spec. und anderen bei Schwendener beschriebenen Fällen. Und ferner nimmt ihre Stärke meist an den Seitenrändern der Bündel ab, so dass sie hier, zumal neben der Grenzfläche von Gefäss- und Siebtheil, oft nur 1—2 Faserlagen stark ist, während sie am Aussen- oder Innenrande viele Schichten zählt. So z. B. bei den meisten Bündeln von Acorus und Zea, vgl. Fig. 147, p. 329, Fig. 150, p. 343, vielen anderen Monocotyledonen; im Stengel von Saururus und Verw., in den lederigen Blättern von Melaleuca-, Eucalyptus-, Eugenia-, Callistemon-Arten u. a. m.

An das letzterwähnte Verhalten schliesst sich die häufigste Erscheinung der theilweisen Unterbrechung der Faserscheide an, welche darin besteht, dass diese neben den Seitenrändern der Grenzfläche von Sieb- und Gefässtheil eine mehr oder minder grosse, durch relativ zartwandiges Parenchym ausgefüllte Lücke hat. Solche Lücken oder »Zugänge« von dem umgebenden Parenchym zu dem Gefässbündel, wie Schwendener sie nennt, sind an dem bezeichneten Orte eine verbreitete Erscheinung unter den Bündeln derber Theile von Monocotyledonen, z. B. im Stengel von Canna, den Blättern von Typha, Musa, Yucca, Phormium spec. Ein gutes Beispiel dafür ist das Fig. 152, p. 345 abgebildete Bündel von Ranunculus repens, auch das von Welwitschia Fig. 157, p. 348; dasselbe Verhalten findet sich an den Bündeln mancher derber Dicotyledonen-Blätter, z. B. Hakea-, Lomatia-Arten. Auch in den Blättern oben genannter Myrtaceen scheinen zuweilen seitliche Zugänge vorzukommen.

Bei einer von Schwendener untersuchten Bambusa-Species kommt zu den beiden seitlichen Zugängen an den inneren Bündeln des Stammes noch ein innerer hinzu. Der am Innenrande gewaltig dicke Faserstrang ist hier durch eine quere Parenchymlamelle getheilt in einen schmalen, dem Gefässtheil direct anliegenden, derbwandigeren Abschnitt und einen breiteren, dünnwandigern peripherischen. Ersterer ist gewöhnlich durch zwei kurze Parenchymstreifen unterbrochen, welche von der queren Lamelle zum Gefässtheil führen.

Die partielle Faserumscheidung collateraler Gefässbündel kommt meist in der Form vor, dass der Siebtheil in seinem ganzen Umfang oder nur an seinem äusseren Rande von einer mehr oder minder starken Fasermasse, manchmal nur einer kleinen Gruppe oder selbst einzelnen zerstreuten Fasern gestützt wird. Dies ist die vorherrschende Regel in den Blättern und Stengeln der Dicotyledonen (Fig. 154, 156, p. 346), übrigens auch bei Monocotyledonen nicht selten, z. B. im Blatt von Crocus-, Agave-, Dracaena-Arten, Blattscheide von Zea (Fig. 151, p. 344), Stengel und Blattstiele von Aroideen, wie Arum Colocasia. Vgl. auch die kleinen Bündel von Acorus, Fig. 147, p. 329.

Seltener ist das umgekehrte Verhalten, dass die partielle Faserumscheidung den Innenrand des Gefässtheils umgibt: kleinere Bündel in der Peripherie des Halms von Papyrus, Halm von Cyperus vegetus u. a. Cyperaceen: vgl. Schwendener, l. c.

Die in Begleitung der Gefässbündel auftretenden Faserstränge sind, wie die von Gräsern und Cyperaceen oben angeführten Beispiele zeigen, vielfach mit anders geordneten zugleich, in sehr vielen Fällen aber allein vorhanden. Letzteres gilt für die meisten in Vorstehendem nicht ausdrücklich als Beispiele für Anderes genannten Dicotyledonen. Unter den derben Monocotyledonen-Stengeln zeigen die untersuchten Bambuseen das gleiche Verhalten. In vielen dicken Stämmen der Monocotylen sind die Sklerenchymstränge, wenn auch nicht ausschliesslich, doch vorzugsweise in Begleitung der Gefässbündel; so in den starken Stengeln von Zea, Saccharum etc., den Palmen- und Pandaneen; auch in den Stengeln und Blattstielen von Aroideen, wie Colocasia, Arum u. a. m. Es ist bei den Monocotyledonen-Stämmen und den ihnen ähnlich gebauten Blattstielen Regel, dass sowohl die relative als die absolute Dicke der die Gefässbündel begleitenden Stränge als auch die Wandstärke ihrer Elemente in dem Maasse zunehmen, als sie der Peripherie des Bündelcylinders nahe sind. Bei genannten Aroideen sind die Bündel mit Ausnahme der äussersten Kreise ohne Faserbeleg. In den meisten Palmenstämmen[1]) wird die von schmaler Rinde umgebene Peripherie des Bündelcylinders gebildet von mächtigen, durch schmale Parenchymstreifen getrennten Faserbündeln, deren Innenseite ein kleines Gefässbündel an- oder eingesetzt ist; sie besteht daher vorwiegend aus festen Sklerenchymmassen, während die Bündel im Innern des Stammes, dem Gesammtverlauf zufolge (p. 272), weit auseinander stehen und in jeder Hinsicht schwächere Faserbekleidung haben.

Es braucht schliesslich kaum besonderer Hervorhebung, dass bei Gefässbündeln, welche von Fasersträngen begleitet und allmählich der Länge nach vereintläufig werden, auch eine Vereinigung der Faserstränge stattfindet. Geschieht letztere früher als die Vereinigung der Gefässbündel selbst, so erscheinen diese im Querschnitt zu zwei oder mehreren einem Faserstrange eingesetzt, wie in der Peripherie der Palmenstämme und besonders in dem Stamme der Pandaneen auffallend hervortritt.

Endlich ist hier nochmals darauf aufmerksam zu machen, dass die Faserstränge vielfach hervorgehen aus collenchymatischen Elementen. Diejenigen oder diejenigen Abschnitte derselben, welche Theilen angehören, denen langdauernde Wachsthums- und Wachsthumskrümmungsfähigkeit zukommt, zeigen collenchymatische Eigenschaften, so lange jene Fähigkeit verbleibt, oder verhalten sich intermediär zwischen Sklerenchym und Collenchym; z. B. Basis der Blattscheiden von Gräsern (Fig. 151) und die oben genannten Aroideen-Stengel.

§ 126. Ausser und meist neben den beschriebenen Strängen und Schichten kommen in bestimmten, relativ wenigen Fällen vereinzelte oder streckenweise zu kleinen Bündelchen vereinigte Sklerenchymfasern in dem Parenchym vor. Zu diesen gehören zunächst jene in die Lufträume ragenden verzweigten Elemente, welche für Nymphaeaceen, Limnanthemum, Rhizophoreen, manche Aroideen schon oben, § 53 (p. 231), als innere Haare ausführlich beschrieben sind. Anderwärts finden sich den genannten mehr oder minder ähnliche Elemente in dem dichten Parenchym befestigt. Als isolirt dastehende Fälle dieser

1) Vgl. die Tafeln von v. Mohl, Palm. structura, l. c.

Art sind kurz zu erwähnen die unverzweigten, schon p. 137 besprochenen Fasern in der Wurzelrinde von Chamaedorea elegans; die verzweigten Fasern im Marke von Carissa arduina [1]); die 6 bis 14mm langen, manchmal verzweigten Fasern, welche Trécul [2]) in der Rinde von Euphorbia rhipsaloides, in Mark und Rinde von E. xylophylloides fand.

Als eine verbreitete und charakteristische Erscheinung kommen isolirte Fasern, theils ästig, theils unverzweigt, im Parenchym der Rinde und der Blätter vieler Gymnospermen vor, und an dieses Vorkommen, sowie das für Nymphaeaceen und Aroideen beschriebene, schliesst sich ihr Auftreten in einer Anzahl derber Dicotyledonen-Blätter.

Viele der hierhergehörigen Erscheinungen und die darauf bezügliche Literatur sind schon in § 30 (p. 136) angegeben, auf welchen daher zu verweisen ist.

Unter den Gymnospermen zeigen viele Cycadeen (Dioon, Ceratozamia, Encephalartos sp.) und manche Coniferen (z. B. Cunninghamia, Fig. 183, p. 396) im Parenchym des Blattstiels und des Blattes vereinzelt oder in kleinen Gruppen stehende, längsverlaufende unverzweigte Fasern. Das Gleiche gilt von der Rinde von Ephedra. Sternförmig verzweigte liegen im Chlorophyllparenchym des Blattes zerstreut bei Sciadopitys, Dammara Araucaria imbricata. Die letztgenannten erinnern zumal durch die ihrer Oberfläche reichlich eingelagerten Krystalle von Kalkoxalat an die von den hypodermen verschiedenen Fasern, mit welchen das ganze Parenchym von Welwitschia bis in die Blüthentheile hinein reichlich durchsetzt ist: dick und kurz spindelförmige Elemente, an den spitzen Enden hie und da mit kurzen Zweigaussackungen, mit sehr dicker vielschichtiger verholzter Wand (Vgl. Fig. 55, p. 140 und Fig. 187, p. 425.) Im Stamm sind diese Fasern ordnungslos nach verschiedenen Seiten gerichtet. In den Blättern, wo sie durchschnittlich etwas schmaler als die des Stammes sind, liegen sie in der (nicht ausnahmslosen) Regel in der Mittellamelle der Blattfläche parallel, mit ihrer Längsachse in Bezug auf die des Blattes theils longitudinal, theils quer und schräg gerichtet; beiderseits von der Mittellamelle, in dem von Faserbündeln durchzogenen Chlorophyllgewebe, stehen sie meist ohngefähr senkrecht zur Blattfläche, mit dem einen Ende die Mittellamelle, mit dem andern die Innenfläche der Epidermis erreichend, an dieser oft hakig umgebogen, oder selbst zwischen die Innentheile der Epidermiszellen eingekeilt. — Nicht minder reichlich als bei Ephedra und Welwitschia sind Sklerenchymfaserzellen in dem Parenchym der dritten Gnetaceen-Gattung, der untersuchten Arten wenigstens von Gnetum; bei Gn. Gnemon in dem ganzen Parenchym der Aussenrinde, hier longitudinal laufend, nicht oder selten verzweigt, im Marke der Knoten in den Blättern nahe den Flächen, zumal der obern, und diesen annähernd parallel gestellt bei Gn. Thoa ebenso in der Aussenrinde, besonders aber im Mark der Stengelknoten und in den Blättern, an letztgenannten Orten reichlich und mannichfaltig verzweigt, im Blatte von sehr ungleicher, zum Theil sehr beträchtlicher Grösse. Vgl. p. 138.

Die lederartigen Blätter aller dieser Gymnospermen werden sonach durch ein mannichfaltiges sklerenchymatisches Gerüst gefestigt. Von Dicotyledonen sind die Blätter von Camellia, Fagraea durch zahlreiche, reich und unregelmässig verästelte, in dem Parenchym zerstreute Fasern ausgezeichnet (Fig. 53, p. 137); desgleichen das Blatt von Olea-Arten. Bei O. europaea sind die Fasern in Verzweigung und Richtung sehr unregelmässig, nach allen Seiten, bis unter die Epidermis die Zweige sendend; bei O. fragrans »erstrecken sie sich meist unverzweigt senkrecht zur Fläche quer durch das ganze Blatt hindurch und verzweigen sich an der oberen wie an der unteren Oberhaut mehr weniger fussförmig, so dass sie säulenartig beide Oberhäute mit einander verbinden.« (Thomas). Bei den p. 137 erwähnten Proteaceen stehen zwischen den pallisadenförmigen Chlorophyllzellen stabförmige mehr oder minder verzweigte Sklerenchymfasern senkrecht auf der Innenfläche der Epi-

1) A. Gris, l. c. vgl. p. 119.
2) Comptes rendus LX, 1349.

dermis. Sie sind so hoch oder etwas höher als die chlorophyllführende (beiderseitige) Parenchymschicht, und mit ihren meist verzweigten Enden einerseits der Epidermis angewachsen, andererseits der bei den dickblättrigen Species chlorophyllfreien Mittelschicht des Blattes angesetzt oder eingekeilt. Noch derbere, kurzästige Faserzellen stehen in dem beiderseitigen Pallisadenparenchym der Blätter von Statice purpurea, ohngefähr senkrecht zur Oberfläche, ohne jedoch die Epidermis zu erreichen.

§ 127. Kurze Sklerenchymelemente treten in dem primären Aufbau der Phanerogamen selten den Fasern ähnlich zu hypodermen Strängen oder zu Scheiden vereinigt, oder als Theile dieser auf. So die p. 135 erwähnten, unter jeder Spaltöffnung durch dünnwandiges Parenchym unterbrochenen Hypodermlagen in Palmenstämmen (Cocos, Elais, Astrocaryum vulgare, Mauritia armata, Klopstockia, Chamaedorea Karwinskiana), die ebenfalls p. 135 genannten Ringlagen in Aroideen-Stämmen und -Wurzeln und die Stegmata. Einige besondere, hierher zu stellende Erscheinungen beschreibt Pfitzer[1]) für die Laubstengel von Restiaceen. Restio diffusus hat einschichtige hypoderme Doppellängsreihen stabförmiger, radialgestreckter Sklerenchymelemente, welche Doppelreihen mit Längsstreifen von Chlorophyllparenchym abwechseln.

Willdenowia spec. und Leucoplocus zeigen dieselbe Structur, mit dem Unterschied, dass die Hypodermstreifen breiter, 3—4 reihig sind. Bei Elegia nuda und Arten von Restio (R. tectorum, paniculatus, incurvatus etc.), Thamnochortus, Willdenowia, Hypolaena, Ceratocaryum, Leucoplocus werden die sehr grossen Lufthöhlen unter den oberflächlich liegenden Stomata begrenzt von einem Ring senkrecht zur Epidermis gestreckter und gestellter, nach innen zu bogig convergirender Sklerenchymelemente, welche miteinander in lückenloser seitlicher Verbindung sind, ausgenommen spaltenförmige Interstitien, durch welche die Communication zwischen der Spaltöffnungshöhle und den Intercellularräumen des benachbarten Parenchyms vermittelt wird.

In der Aussenrinde dicotyler Holzgewächse treten kurze Sklerenchymelemente, mit Fasern gemeinschaftlich, vielfach als ringförmige Scheiden auf, deren Bildung, wegen ihres Anschlusses an die secundären Wachsthumsprocesse, im XV. Capitel behandelt werden soll. Von ihrem Auftreten in saftigen Parenchymmassen und im Marke dicotyledoner Pflanzen wurde schon p. 134 geredet. Ein isolirter Fall ihres Vorkommens sind die kleinen Gruppen oder Nester, welche in den Stengelknoten mancher Potamogetonen (P. crispus, densus, gramineus, perfoliatus u. a.) neben den anastomosirenden und austretenden Gefässbündeln zerstreut liegen.

§ 128. Von Sklerenchymmassen, welche streng genommen unter die besprochene Kategorie der hypodermen gehören, sind noch besonders jene zu erwähnen, welchen die massigen harten Emergenzen ihre Festigkeit verdanken: die derben prominirenden Warzen, z. B. von Aloë verrucosa, dornige Blattzähne, wie bei Ilex aquifolium, Agave, Aloë, und Stacheln und Dornen der verschiedenen morphologischen Kategorien. Die Epidermis nimmt ihrerseits wohl immer an der Sklerose Antheil. Die Sklerenchymelemente sind in manchen Fällen kurz, z. B. Warzen von Aloë verrucosa, Rosa-Stacheln; meistens langgestreckt. Das Sklerenchym bildet mit der sklerotischen Epidermis ent-

1) Pringsheim's Jahrb. VII, 561.

weder die ganze Masse oder es umgibt andere, innere Gewebe. In das Dornblatt von Berberis vulgaris[1]) z. B. sendet der Sklerenchymcylinder des Stengels (p. 435) einen mächtigen Zweig, welcher in der breiten Basis des Dornes als dicke Platte die grössere untere Hälfte bildet; die schmälere obere Hälfte ist dünnwandiges Parenchym, in welchem die Gefässbündel liegen. Mit der Verschmälerung des Dornes nimmt das hypoderme Sklerenchym auf Kosten des übrigen Gewebes an relativer Ausdehnung derart zu, dass in dem drehrunden obern Theile in der Mitte nur schwache Gefässbündel innerhalb spärlichen Parenchyms von der Sklerenchymmasse rings umgeben sind, und die Spitze aus letzterer und der Epidermis allein besteht. Die Enden der Blattstiel-, Stipular- und Zweigdornen von Astragalus aristatus, Halimodendron, Robinia, Maclura, Crataegus und viele dornige Blattzähne zeigen ähnliche Structur. Weitere Details vergl. in den p. 61 citirten Arbeiten von Delbrouck, Uhlworm, Suckow u. A.; v. Mohl, Palm. Struct. p. 7. Lestiboudois, Comptes rend. Tom. 61, p. 1034, 1093.

§ 129. Die sklerotischen Elemente der Farne und Hydropteriden[2]) sind, wie § 26 und 28 dargestellt wurde, theils amylumführende Faserzellen, theils specifische Sklerenchymelemente, die Arbeitstheilung zwischen beiden Formen aber nicht streng durchgeführt und eine scharfe Sonderung beider nicht möglich. Ihre Anordnung entspricht im Ganzen den in vorstehenden Paragraphen für die Phanerogamen angegebenen Regeln; selbst die hervorzuhebenden Besonderheiten können diesen meist als Specialfälle subsumirt werden.

Sklerotische hypoderme Gewebemassen fehlen in den Stämmen resp. Rhizomen vieler Farnkräuter, die hypoderme Zone ist vielmehr nur durch dichteren Schluss, geringere Weite und wenig stärkere Wände ausgezeichnet von dem inneren Parenchym, in welches sie ganz allmählich übergeht, z. B. Polypodium vulgare, pustulatum, Davallia elegans, Acrostichum vexillare, Angiopteris; Marsiliaceen mit mehrschichtiger dichter hypodermer Parenchymzone, welche nach innen in die von einem Kreis weiter Luftgänge durchzogene innere übergeht. Viele, zumal stärkere Stämme haben dagegen eine — distincte — hypoderme sklerotische Zone, welche aus mehreren bis vielen Schichten lückenlos verbundener, bei den eigentlichen Farnen immer braunhäutiger Elemente besteht und in den meisten Fällen nicht direct an die Epidermis grenzt, sondern von dieser durch einige Lagen dünnwandigen Parenchyms getrennt ist. So z. B. bei den Cyatheaceen, Polypodium Lingua, Platycerium, Davallia pyxidata u. a. Der Sklerenchymring, welcher in der Rinde der dünnen Hymenophylleen-Stämmchen liegt, kann ebensogut hier wie bei der nachher anzuführenden Sklerenchymbegleitung der Gefässbündel genannt werden. Das Gleiche gilt von der dunkelbraunen Masse sklerotischer, Amylum führender



Fig. 188.

Fig. 188. Osmunda regalis. Querschnitt durch einen kräftigen Stamm, von oben, d. dem Scheitel des Stammes aus gesehen, etwa zweimal vergr. *i* unterstes Blattspurbündel von ihm ein Wurzelbündel durch die Rinde abgehend.

1) Mettenius, Hymenophyllaceae, l. c. 439.
2) Vgl. die oben, § 73—87 angeführte Literatur über den Bau des Farnstammes.

Elemente, welche bei Osmunda regalis und Todea hymenophylloides den Haupttheil des Stammes bildet und überall scharf abgesetzt ist gegen die relativ kleinen, die Gefässbündel enthaltenden farblosen Parenchymzüge. Vgl. p. 360, 290 und Fig. 188. Direct an die Epidermis grenzende sklerotische Ringschichten finden sich seltener, z. B. im Rhizom von Pteris aquilina, Polybotrya Meyeriana. Der Sklerose, welche in der Wurzelrinde vieler Farne frühzeitig auftritt, wurde oben p. 429 gedacht.

In den Blattstielen und Rippen der Farne ist es allgemeine Regel, dass eine mehr oder minder starke sklerotische Hypodermschicht, oft unterbrochen von den p. 421 erwähnten, mit spaltöffnungführender Epidermis bedeckten Streifen und Inseln, direct unter der Epidermis liegt, welch letztere nicht selten an der Sklerose Theil nimmt. Tiefer gelegen, von der Epidermis durch mehrere dünnwandige Parenchymschichten getrennt, ist die Collenchymzone im Blattstiele der Marattiaceen (vgl. p. 128).

Von dem hypodermen Sklerenchym der Petioli und Rippen zweigen sich, nach Mettenius, in den meisten Fällen Stränge ab, welche die feineren Auszweigungen der Gefässbündel in der Blattlamina begleiten.

Von streng hypodermen Sklerenchymmassen der Blattlamina wurde die continuirliche Schicht von Acropteris australis schon p. 139 besprochen. In Form nervenartiger Streifen finden sich solche in manchen Marsilia- und Farnblättern.

In der Lamina der Luftblätter von Marsilia coromandeliana, trichopoda, muscoides, distorta[1]) laufen schmale farblose Sklerenchymstränge zwischen und in ähnlicher Richtung mit den Nerven; theils kleine, oder selbst vereinzelte Fasern, der Epidermis der Blattunterfläche aufliegend, theils stärkere, welche von einer Epidermisfläche zur andern, durch die ganze Dicke des Blattes reichen. Nervenähnlich verlaufende hypoderme Stränge beschreibt Mettenius für die Abschnitte der Blattlamina von Todea hymenophylloides, Polypodium solidum, Pteris pinnata, Davallia elata und elegans. Bei anderen Farnen wird der Rand des Blattes oder seiner Abschnitte ganz oder theilweise umsäumt von einem hypodermen (vielschichtigen) Sklerenchymstrang, welcher sich continuirlich in das Sklerenchym des Blattstiels fortsetzt. So bei Polypodium Lingua, sporadocarpum, Brownianum, Asplenium lucidum, Polybotrya cervina, Meyeriana, Aspidium falcatum, Adiantum denticulatum u. a.[2]) Auch die von Mettenius als Nervi spurii beschriebenen Stränge in den Blättern vieler Trichomanes-Arten mögen hier genannt sein, obgleich sie, weil in meist einschichtiger Lamina verlaufend, streng genommen nicht hierher gehören. Sie bestehen aus einer bis wenigen Reihen gestreckter Elemente, welche meist von Stegmata (p. 135) begleitet sind. —

Um die Gefässbündelstämme in Stamm, Wurzeln, Blattstielen und den stärkeren Blattrippen fehlt Sklerenchym oder sklerotisches Zellgewebe in manchen Fällen gänzlich, das Bündel resp. die Endodermis wird von zartwandigem Parenchym umgeben, welches von dem ihm ferner liegenden kaum oder nicht differirt und nirgends scharf geschieden ist. So wohl in den meisten Wurzeln; im Stamm und Blattstiel der Marattien, im Rhizom von Aspidium filix mas, Onoclea Struthiopteris, Polypodium vulgare, Davallia pyxidata etc., auch Pteris aquilina kann hier genannt werden. In manchen Wurzeln dagegen und in den meisten Stämmen und Blattstielen von Farnen findet Begleitung der

1) A. Braun, Monatsber. der Berlin. Acad. 1870, p. 693.
2) Mettenius, Hymenophyllaceae p. 438.

Bündel durch distincte sklerotische Scheiden oder Stränge statt. Bei den Wurzeln z. B. von vielen Polypodien, wie P. ireoides, vulgare etc., Blechnum occidentale, Scolopendrium vulgare[1]) in der Form, dass eine oder mehrere direct an die Endodermis grenzende Schichten stark und vorwiegend innenseitig verdickte braune Wände erhalten, und zwar entweder eine gleichmässig um das ganze axile Bündel gehende, oder über den Kanten der Gefässplatten unterbrochene oder hier wenigstens dünnere Scheide bilden.

In den Stämmen und Blattstielen hat die sklerotische Scheide bei einer ersten Reihe von Formen die gleiche Stellung zu der Endodermis wie in den Wurzeln. Und zwar betrifft die Sklerose erstlich sehr oft nur die inneren, der Endodermis angrenzenden und die seitlichen Wände der direct an diese stossenden Zellschicht, die Aussenwände letzterer sind, gleich dem umgebenden Parenchym, nicht sklerotisch; z. B. Stamm und Petiolus von Polypodium Lingua pustulatum, Stamm von Davallia elegans. Selten findet das umgekehrte Verhalten in der Wandverdickung statt: Petiolus von Blechnum brasiliense; oder die sklerotische Wandverdickung ist ringsum vorhanden, wenn auch aussen am schwächsten: Polypodium Phyllitidis[2]). — In anderen Fällen wird die Endodermis von einer zwei- bis mehrschichtigen ununterbrochenen sklerotischen Scheide umringt (Rhizom von Polybotrya Meyeriana und Hymenophylleen) oder von einer unterbrochenen Scheide, d. h. von einem oder mehreren mehrschichtigen, ihr anliegenden Sklerenchymsträngen. So z. B. im Rhizom von Platycerium alcicorne, und in sehr vielen Blattstielen. In dem sehr häufigen Falle, dass die Bündel in diesen vorspringende Kanten und einspringende Buchten an ihrer Oberfläche haben, besteht eine bestimmte Stellung der Sklerenchymstränge zu letzteren; z. B. stehen sie an der concaven Seite der rinnenförmigen Bündel im Blattstiel von Balantium Culcita, Cyathea medullaris; in den Winkeln der X-Figur, welche das Bündel im Querschnitt zeigt, im Petiolus von Scolopendrium vulgare u. s. w. (vgl. Russow, l. c., und die pteridologischen Specialbeschreibungen.).

Bei einer zweiten Reihe von Formen liegt das die Bündel begleitende Sklerenchym der Endodermis nicht an, sondern wird von ihr durch eine meist vielschichtige Lage zarten Parenchyms getrennt. So im Stamme von Todea africana, vor allem in den Stämmen der Cyatheaceen. Bei den meisten dieser, z. B. Cyathea arborea, Imrayana (Fig. 189), Alsophila microphylla und vielen anderen geht um die bandförmigen Hauptbündel des Stammes zunächst eine vielschichtige zarte Parenchymlage; diese wird rings umgeben von einer ebenfalls vielschichtigen, bis über 1mm starken derben Scheide, welche aus spitz spindelförmigen, eng verbundenen Faserzellen besteht. Von dieser Scheide zweigen sich ab Stränge von verschiedener Mächtigkeit, welche die mark- und rindenständigen Bündel (mit Ausnahme der dünnsten unbescheideten Zweige) und die ins Blatt austretenden begleiten; selten dieselben in der gleichen Weise wie die Hauptbündel rings umgebend; meist rinnenförmig offen und vor die innere, marksichtige Seite der Bündel gestellt, von diesen aber durch eine breite Parenchymschicht getrennt (vgl. § 85). Bei manchen Cyatheaceen, wie

1) van Tieghem, l. c. p. 66, Taf. 5.
2) Russow, l. c. p. 81.

lsophila pruinata, blechnoides, Cibotium-Arten werden alle Bündel des Stamnes nur von offenen Sklerenchymsträngen, resp. -Platten, welche vor ihrer nnenseite stehen, begleitet.

Hier schliessen sich an die beiden dicken braunen, öfters zu einer nur eineitig enggeöffneten Röhre verschmolzenen Sklerenchymplatten, welche im hizom von Pteris aquilina, mitten im Parenchym der Länge nach verlaufen wischen der äusseren und der inneren Gefässbündelröhre (§ 87). uch der axile, innerhalb des ringörmigen Gefässbündels verlaufende, nanchmal allerdings direct an die ndodermis grenzende Sklerenhymfaserstrang im Rhizom von Pilaria- und Marsiliaarten gehört ierher. Bei den stärkeren Marsiliarten, wie M. Drummondii, salvatrix, wird auch die Aussenseite des axilen ingförmigen Bündels von einer deren braunen Sklerenchymfaserheide umgeben, welche nach innen u in dünnwandigere, stärkereiche ellschichten übergeht. Bei M. quarifolia ist statt dessen eine aus ärkereichen, mit brauner, aber ünner Wand versehenen Zellen betehende, vielschichtige, der Endoermis angrenzende Ringzone voranden.

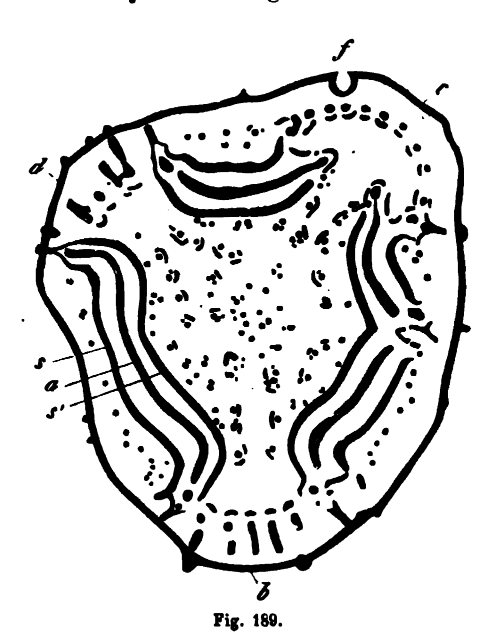


Fig. 189.

Isolirte braunhäutige Sklerenchymbündelchen oder selbst vereinzelte Faern sind im Parenchym der Farne hie und da beobachtet. So die sehr harten ündelchen im Mark vieler Cyatheaceen, wo sie allerdings oft mit den Begleirn der Gefässbündel als deren Auszweigungen zusammenhängen, aber auch ir sich (z. B. Alsophila microphylla) verlaufen können. Sie fehlen übrigens ei manchen Arten gänzlich, z. B. bei Alsophila pruinata, blechnoides, Dicknia-, Cibotium-Arten, nach Mettenius. Kleine nur wenige Fasern starke, oben nd unten im Parenchym blind endigende Stränge, oder vereinzelte Fasern urchziehen der Länge nach das Parenchym im Rhizom von Pteris aquilina, Poodium Lingua, Osmunda regalis u. a. In dem geflügelten Rande der Blattielbasis von Osmunda und Todea sind solche braune Faserzüge und Fasern i fiederigen Streifen angeordnet[1]).

Fig. 189. Cyathea Imrayana. Querschnitt durch den lebenden Stamm, natürl. Grösse. on oben gesehen. Bei *b*, *c*, *d* Blattlücken. Alle ganz schwarzen Streifen und Punkte nd Sklerenchym-, alle blasseren Gefässbündelquerschnitte. In und an den Blattlücken, mal *d* und *b*, Wurzelbündel in die Peripherie gehend. *f* Grübchen der Blattbasis. *a* Geässbündel des Hauptrohres, *s* äussere, *s'* innere Platte seiner Sklerenchymscheide. Innen on *s'* das Mark mit seinen, aussen von *s* die Rinde mit ihren Bündelchen.

1) Vgl. Milde, Monogr. generis Osmundae. Vindob. 1868.

Für die Vertheilung sklerotischer Elemente im Stämmchen der Lycopodien und Selaginellen gilt im allgemeinen Aehnliches, auch ähnliche Variationen wie für die dünneren Farnstämmchen. In den stärkeren Lycopodien, wie L. clavatum, alpinum, Chamaecyparissus (Fig. 162, p. 363) umgibt ein mächtiger vielschichtiger Faserring den axilen Gefässstrang. Eine schmale Ringzone schwach sklerotischer Elemente liegt mitten in dem dünnwandigen Rindenparenchym des Laubstengels von Psilotum. In den Rhizomen dieser Pflanze, in den Stämmchen von Lycopod. Selago fehlen sklerotische Schichten. In den Selaginellen-Stämmchen ist die Sklerose theils auf die Epidermis beschränkt (S. spinulosa), bei den meisten Arten betrifft sie ausserdem eine nach innen in dünnwandiges Parenchym allmählich übergehende hypoderme Zone; bei S. rupestris ist das ganze Gewebe des Stämmchens in höchstem Grade sklerotisch, mit Ausnahme der lacunösen Parenchymzone, welche bei dieser wie bei sämmtlichen anderen untersuchten Arten die Gefässbündel unmittelbar oder mittelbar umgibt. Vgl. Fig. 131, p. 293. Die Wurzeln der Selaginellen und Lycopodien zeigen bezüglich der in Rede stehenden Verhältnisse im Wesentlichen ähnliche Erscheinungen wie die Stengel. —

Capitel XI.

Anordnung der Secretbehälter.

§ 130. Die primäre Anordnung der Secretbehälter bietet wenig Interesse dar und musste in früheren Abschnitten mehrfach schon erwähnt werden. Das gegenwärtige, der Consequenz halber immerhin nothwendige Capitel hat sich daher kurz zu fassen und grösstentheils nur auf frühere Paragraphen zu verweisen.

Die Krystallschläuche stehen bei den § 31 angegebenen Pflanzen, welchen sie überhaupt eigen sind, in dem primären Parenchym theils »zerstreut« zwischen dessen Zellen, theils regelmässiger vertheilt oder an bestimmten Orten in bestimmter Gruppirung. Ihre Vertheilung im Marke dicotyledoner Holzgewächse s. p. 419; über ihre Anhäufung an der Wand der Luftgänge von Wasserpflanzen, Aroideen u. s. f. vgl. p. 230; die schleimführenden Rhaphidenreihen der Monocotyledonen s. p. 146. Bestimmter, als in § 31 schon geschehen, sei hier noch die keineswegs allgemein vorkommende Begleitung der Gefässbündel durch Reihen krystallführender Elemente hervorgehoben: z. B. Blattstiel von Cycas revoluta (p. 349); markständige Bündel von Melastomaceen wie Heterocentron, Centradenia spec. mit Längsreihen drusenführender Schläuche an der Aussenseite etc.

Die schleimführenden Schläuche liegen in dem primären Parenchym der p. 150 genannten Pflanzen, und zwar vorwiegend in Laub und Rinde meist zerstreut, ohne allgemein bestimmte Ordnung; ihre regelmässigere Vertheilung in den Orchisknollen ist schon p. 151 erwähnt.

Dieselbe zerstreute Stellung im primären Parenchym des Laubes, Markes

und vorzugsweise der Rinde gilt für die kurzen Harz- und Gummiharzschläuche der p. 152 genannten Familien.

Die langen Schläuche dieser Kategorie, und die Gerbstoffschläuche sind schon p. 154 ff. besprochen. Vgl. ferner § 48, zumal p. 209, und Cap. XII.

Capitel XII.

Verlauf der Milchröhren.

§ 131. Die Milchröhren[1]) durchziehen bei den meisten Gewächsen, welche durch ihr Vorkommen ausgezeichnet sind, als ein zusammenhängendes System den ganzen Pflanzenkörper. Doch scheinen hiervon Ausnahmen vorzukommen: in den Wurzeln von Asclepias curassavica, Cornuti, Periploca graeca konnte ich sie nicht finden, will jedoch ihre Abwesenheit noch nicht ganz bestimmt behaupten; in den Wurzeln von Ficus elastica finde ich sie erst im secundären Baste.

Ihrer Stellung zu den übrigen Geweben nach kann man sie, wie schon oben angedeutet ist, Begleiter, stellenweise selbst Vertreter der Siebröhren nennen. Letzteres Verhältniss tritt zumal auffallend in dem secundären Baste mancher Pflanzen hervor, auf welche unten, § 163 zurückzukommen sein wird. In den primären Gewebecomplexen verlaufen die Milchröhren

a) in den Wurzeln innerhalb der Siebtheile des Gefässbündels. Nur bei den untersuchten Euphorbien kommen dazu andere, welche von denen des Cotyledonarknotens als Zweige entspringen und dicht unter der Epidermis liegen, von letzterer nur durch einige Zellschichten getrennt. (Vgl. p. 205.)

b) in den Stengeln, Blattstielen und Blattrippen stehen die Hauptzüge oder Hauptstämme der Röhren vorwiegend in der Umgebung der Siebtheile der Gefässbündel, dem Längsverlauf dieser folgend, im Querschnitte zwischen dem umgebenden Parenchym ohne strenge Regelmässigkeit zerstreut. Wird der Siebtheil von einem Sklerenchymstrang umscheidet, so stehen sie ausserhalb des letzteren. Zu diesen Röhren kommen in bestimmten Fällen, z. B. Cichoriaceen, Papaver, andere, kleinere, welche in dem Siebtheile selbst verlaufen. Bei den mit marksichtigen Siebtheilen oder markständigen gesonderten Siebröhrenbündeln versehenen milchenden Pflanzen werden auch diese von Milchröhren begleitet. (Vgl. p. 352.)

In den Laubausbreitungen folgen die Röhren theils auch den höheren Auszweigungsordnungen der Bündel, theils senden sie in der Mehrzahl der Fälle Zweige aus, welche die Gefässbündelbahnen verlassen, sich nach allen Richtungen zwischen die Zellen des Parenchyms einschieben und theils im Innern dieses, theils an der Innenfläche der Epidermis blind endigen. Für Siphocampylus manettiaeflorus gibt Trécul sogar an, dass die Zweigenden zwischen den Zellen der Epidermis hindurch bis in die Aussenfläche dieser gehen. Auch in der Rinde des Stengels verlaufen bei vielen milchenden Dicotyledonen Röhren-

1) Siehe Cap. VI und die dort angeführte Literatur.

zweige, theils im innern Parenchym, theils hypoderm. Bei den mit rudimentären oder sehr hinfälligen Blättern versehenen succulenten Euphorbien und Asclepiadeen gehen sie allenthalben von den Hauptstämmen ab und sind in schrägem und krummem Verlauf durch das massige Rindenparenchym nach allen Seiten bis zur Epidermis verbreitet. In nicht succulenten Stengeln mit entwickelten dauernden Laubblättern sind, nach Trécul's Angaben und den unten mitzutheilenden Erscheinungen bei Euphorbien, längsverlaufende, in den Knoten von den Hauptstämmen abgezweigte Röhren in der hypodermen Rindenschicht jedenfalls viel häufiger, als von den meisten bisherigen Beobachtern beschrieben wird.

Von den Hauptstämmen treten ferner in vielen Fällen auch Zweige, und zwar meist starke Röhren, in das Mark; bei markständigen Siebröhrenbündeln von den diese begleitenden Hauptstämmen abgezweigt (Hoya, Asclepias spec. Bei Pflanzen ohne markständige Siebröhren, wie Ficus, Euphorbien, entspringen sie als Zweige von den Hauptstämmen vorzugsweise, jedoch, wie die succulenten Euphorbien zeigen, nicht ausschliesslich in den Knoten. Sie sind je nach dem Einzelfall durch die ganze Dicke des Markes dem Parenchym eingeschoben, z. B. Ficus, oder auf dessen Peripherie beschränkt, z. B. Euphorbien.

Nach den einzelnen Familien und selbst Species sind die in Vorstehendem angegebenen allgemeinen Regeln mannichfach variirt. Die wichtigsten Details sollen in Folgendem, mit Beziehung auf Cap. VI und die dort citirten Specialarbeiten, angegeben werden. Einige auf das secundäre Holz und den secundären Bast bezügliche, in das XIV. und XV. Capitel gehörige Daten mögen dabei hier anticipirt werden.

I. Gegliederte Milchröhren.

1. **Cichoriaceen.** In dem Stengel der untersuchten Arten mit gewöhnlichen collateralen Gefässbündeln innerhalb der Pleromgrenze umgeben die Röhren zunächst den Siebtheil jedes dieser Bündel. Ihre längsverlaufenden Hauptstämme bilden hier, an der Grenze gegen das Rindenparenchym, eine auf dem Querschnitt einfache und von Parenchymzellen vielfach unterbrochene Bogenreihe; ihre zahlreichen Queranastomosen verlaufen über die Aussenfläche des ohngefähr halbcylindrischen (der Sklerenchymstütze gewöhnlich entbehrenden) Siebtheils. Diese peripherischen Röhren sind die grössten. Wenige kleinere kommen im Innern des Bündels, zwischen den Siebröhren vor. Im Stengel von Chondrilla, Taraxacum, Apargia, Cichorium sind sonstige Milchröhren nicht vorhanden. Die Bündel im unteren Theile des Stengels von Sonchus tenerrimus, Picridium tingitanum und, in geringem Grade, Lactuca virosa haben auch auf der Innenseite des Gefässtheils Siebröhren und sind alsdann auch hier von Milchröhren begleitet, welche mit den aussen befindlichen durch rings um das Gefässbündel gehende Aeste in Verbindung stehen (Trécul). Wo endlich, wie bei den untersuchten Arten von Lactuca, Sonchus, Scorzonera, Tragopogon, Hieracium, markständige Siebröhrenbündelchen vorkommen, enthalten diese einige Milchsaftröhren, welche den Siebröhren parallel laufen und zwischen diesen hindurch mit einander anastomosiren, ohne aber mit den Siebröhren in offener Verbindung zu stehen. Anastomosen finden nach Trécul zwischen den die verschiedenen Gefässbündel begleitenden Röhrennetzen längs der ganzen Internodien statt. Vorzugsweise zahlreich treten sie bei allen Pflanzen in Rede stehender Familie in den Knoten auf und zwar sowohl zwischen den peripherischen, die Gefässbündel begleitenden, wie zwischen diesen und den markständigen Röhren, letzteres zusammen mit den p. 244 besprochenen Anastomosen der den beiderlei Regionen angehörigen Siebröhrengruppen. In den Knoten setzen sich sodann die Milchröhrennetze des Stengels in die der Blattstiele und der Axillarzweige fort.

In den Blattstielen und Blattrippen begleiten die Röhrennetze die Gefässbündel in derselben Anordnung wie im Stengel, um endlich mit blind endigenden Aesten theils zusammen mit den letzten Gefässen im Blattparenchym aufzuhören, anderntheils solche Endäste unmittelbar unter die Epidermis zu senden.

Für den Verlauf der Röhren in Blüthenstiel und Receptaculum gilt wesentlich das Gleiche wie für den Stengel. Einige Zweige derselben begleiten die kleinen Gefässbündel, welche Fruchtknoten, Corolle und Staubgefässe durchziehen (Hanstein).

In den Wurzeln stehen die Röhren in den Siebgruppen des ursprünglichen Gefässbündels, also innerhalb der Pericambiumzone — so wenigstens bei Tragopogon und Scorzonera hispanica.

In die Gefässtheile treten sie nirgends, es sei denn in den letzten Verzweigungen der Bündel, wo sie den Tracheen dicht anliegen, und in den durch die Markstrahlen tretenden Knotenanastomosen zwischen den markständigen und den peripherischen Bündeln, wo sie dicht an die Gefässe zu liegen kommen können.

2. Den Cichoraceen durchaus ähnlich gestaltet sind im allgemeinen die Milchröhrennetze der **Campanulaceen** und **Lobeliaceen.** In ihrer Vertheilung ist insofern eine Verschiedenheit bemerklich, als der Hauptort ihres Vorkommens die innere, gegen die Gefässtheile der Bündel gekehrte Siebregion ist. In der Peripherie der Siebtheile und dem Parenchym der Aussenrinde finden sie sich in vielen Fällen gar nicht oder sehr vereinzelt (Lobelia inflata, syphilitica, urens, Adenophora Lamarckii, Phyteuma Halleri, spicata, Campanula sibirica, medium, ranunculoides, grandis, lamiifolia), seltener reichlich Tupa salicifolia, Isotoma, Centropogon, Piddingtonia spec.) und besonders Tupa Feuillei, Ghiesebrechtii, Musschia aurea, wo sie bis unter die Epidermis dringen. Für Siphocampylus manettiaeflorus gibt Trécul an, dass einzelne Zweigenden bis zur Oberfläche der Epidermis dringen und dort selbst als kleine Papillen vorspringen.

Zu den oben erwähnten Erscheinungen kommen bei den Campanulaceen mit Siebröhren auf der Innenseite des Holzringes oder in markständigen Bündelchen, Milchsaftröhren, welche diese begleiten, wie bei den ähnlich gebauten Cichoriaceen. In den Gefässtheilen, dem secundären Holzring und im Parenchym des Markes fehlen sie bei allen untersuchten Campanulaceen und vielen Lobeliaceen. Bei anderen Pflanzen letzterer Familie dagegen, z. B. Centropogon surinamensis, Tupa salicifolia, Ghiesebrechtii, Feuillei, Siphocampylus manettiaeflorus, microstoma, Lobelia laxiflora, fand sie Trécul im Umkreis und mehr oder minder tief im Innern des Markes zerstreut und diese markständigen mit den rindenständigen mittelst den Holzring durchsetzender Zweige in Communication.

3. Die Milchröhren der **Papayaceen,** untersucht bei Papaya vulgaris, Vasconcellea monoica, cauliflora, microcarpa, bilden in dem Stamme dieser Gewächse ein sowohl durch das parenchymreiche primäre und secundäre Holz als durch die Markstrahlen und die Bastregion verbreitetes reich verästeltes und anastomosirendes Röhrennetz. Seine Hauptstämme laufen ohngefähr senkrecht und sind in dem Umfang des Stammes annähernd concentrische unterbrochene Reihen gestellt, deren einzelne Stücke im Holze und Baste überall mannichfach mit Parenchym, Gefässen und Siebröhren abwechseln. Die benachbarten Röhren sind seitlich durch überaus zahlreiche weite Anastomosen mit einander verbunden. Ebensolche Anastomosen finden zwischen den verschiedenen Gruppen und Reihen, sowohl in radialer als in tangentialer Richtung in den mannichfaltigsten Einzelformen statt, die radialen Verbindungen öfters durch lange, annähernd horizontal laufende Queräste. Blind endende Aeste und Aestchen kommen daneben in wechselnder Häufigkeit vor. Von den Gefässen sind die Röhren meist durch wenigstens eine Parenchymschicht getrennt, einzelne jedoch mit ihnen in Berührung und, wie oben (Cap. VI) besprochen, eventuell in offener Verbindung. In das früh schwindende Mark der Internodien treten die Röhren nicht ein, wohl aber bilden sie ein reiches, allseits anastomosirendes Netz in der in jedem Knoten dauernd bleibenden Markscheibe. In dem primären Rindenparenchym fand nur Dippel einzelne Röhren, in der Regel in Gesellschaft krystallführender Parenchymzellen, nahe der Aussenseite des Bastfaserbündels, mit den innen befindlichen Röhren durch sehr verlängerte horizontale Queräste in Verbindung stehend.

In den Blattstielen und den Rippen der Lamina folgen sie den Gefässbündeln, Siebröhren und Gefässe vielfach begleitend und berührend. Im Blattparenchym enden sie mit zahlreichen anastomosirenden Aesten.

Die Wurzel hat nach Beginn der secundären Verdickung einen ähnlichen Bau und ähnliche Vertheilung der Milchröhren wie der Stengel.

4. Unter den milchenden **Papaveraceen** sind zwei Typen der Milchsaftröhren zu unterscheiden. Der eine wird durch die untersuchten Arten von Papaver, Roemeria, Argemone dargestellt und zeigt Röhren, welche aus gestreckten Gliedern entstehen, im fertigen Zustande aber von den ursprünglichen Querwänden nur selten Spuren erkennen lassen und welche durch mehr oder minder zahlreiche Anastomosen zum Netze verbunden sind. Sie stehen im Stengel und in den Blattstielen in unterbrochenen, tangentialen Bogenreihen in dem Siebtheil der Gefässbündel, in jedem einzelnen dieser quer anastomosirend, aber ohne Anastomosen zwischen denen der verschiedenen Bündel eines Internodiums; in der (secundär verdickten) Wurzel, in dem Rindenparenchym und vorzugsweise der Bastschicht, in dem Parenchym der Blätter, Pericarpien, u. s. w. endigen sie in ein reich verzweigtes Netz.

Der andere Typus wird dargestellt durch Chelidonium und ist ausgezeichnet dadurch, dass die Querwände der Glieder immer nur in ihrer Mitte mit einer oder mehreren grossen Perforationen versehen sind, ihr Rand dagegen erhalten bleibt, und dass netzförmige Verbindungen nicht vorkommen. Wegen der theilweisen Persistenz der Querwände erscheinen die Röhren auf den ersten Blick als Zellenreihen, deren Gliederung um so schärfer hervortritt, als sie an den Querwänden meist etwas eingeschnürt sind (vgl. Fig. 80, 81, p. 197). Wenn zuweilen zwei Röhren in directer seitlicher Berührung stehen, scheinen auch in der Seitenwand Perforationen vorzukommen. In der ältern Wurzel sind die Röhren vielfach verzweigt dadurch, dass eine Gliederreihe von einem Punkte aus sich in zwei (spitzwinkelig) divergirende fortsetzt; und die einzelnen Glieder sind kurz, durchschnittlich 2—4 mal so lang als breit, den angrenzenden Parenchymzellen und Siebröhrengliedern annähernd gleich lang. In den oberirdischen Theilen der Pflanze sind dagegen die Glieder sehr langgestreckt, so dass ihre Enden auf den Präparaten seltener zur Anschauung kommen. Die Röhren sind in der (ältern) Wurzel in der Bastschicht zu concentrischen unregelmässig unterbrochenen Reihen gruppenweise so vertheilt, dass jede Gruppe meist in der Nähe einer kleinen Siebröhrengruppe, umgeben von massigem stärkeführendem Parenchym steht. In Stengeln und Blattstielen stehen enge Milchröhren zerstreut in den Gefässbündeln innerhalb des Siebtheils und in dem Umkreis des Gefässtheils; weitere ausserhalb der Gefässbündel an der Aussenseite der die Siebtheile begrenzenden Faserbündel und vereinzelt in dem peripherischen (Rinden-)Parenchym. In der Blattlamina und den Blüthentheilen endigt das Röhrensystem in der für andere Fälle oben beschriebenen Netzform.

Bei anderen Papaveraceen, nämlich Macleya cordata, Glaucium-Arten (ich untersuchte Gl. luteum), Sanguinaria, wohl auch bei Eschscholtzia, welche übrigens mit Rücksicht auf die Angabe des Ungenannten in der botanischen Zeitung 1846 weiter zu untersuchen ist, und bei den Fumariaceen sind überhaupt keine Milchsaftgefässe bekannt. Der der Hauptsache nach klare, in Wasser wie in Alkohol klar sich vertheilende rothe Saft, welcher auf dem Durchschnitte des Rhizoms von Sanguinaria so auffallend erscheint, ist enthalten in grossen zartwandigen rundlichen bis kurz-cylindrischen Zellen oder Schläuchen, welche durch das ganze Parenchym reichlich vertheilt sind; theils vereinzelt zwischen (stärkehaltigen) Parenchymelementen, theils, besonders in der Rinde, zusammenhängende Längsreihen bildend (vgl. Hanstein, l. c. Taf. I). Im Stengel und Blattstiel, welche ich nicht untersucht habe, sind diese Schläuche langgestreckt cylindrisch oder prismatisch. Weder ihre Wand noch ihr Inhalt zeigt die für Milchsaftröhren charakteristischen Eigenschaften; sie wurden daher schon p. 154 genannt.

Dasselbe gilt für die mit klarem rothgelbem Safte erfüllten Schläuche, welche in der Wurzel von Glaucium luteum durch das Parenchym zerstreut und je nach der Form der angrenzenden Elemente mehr oder minder in die Länge gestreckt sind. Im Stengel und Laub der Glaucium-Arten (vgl. Trécul, l. c.) fehlen dieselben. — Im Rhizom und Stengel von Macleya cordata sind eben solche, zum Theil sehr langgestreckte Schläuche zahlreich im Umkreis des Gefässbündelrings und in den Markstrahlen zerstreut. Mit dem Alter der Theile verschwindet die rothgelbe Farbe des Saftes. Die an die Faserbündel des Bastes angrenzenden gestreckten Schläuche erhalten hierbei Sklerenchymfasern gleich verdickte Wände.

5. Ihrem Bau nach schliessen sich hier an die Milch- und Gerbstoffröhren verb

Aroideen[1]. Ihre Hauptstämme stehen in der Peripherie des Siebtheils der Gefässbündel meist zu zwei oder mehreren, bei den collateralen Bündeln in der Regel symmetrisch zu beiden Seiten, bei den »zusammengesetzten« unregelmässiger vertheilt. In der ausgebildetsten Form — bei Caladium und Verwandten, Alocasia, Xanthosoma, Syngonium etc. — stellen dieselben zartwandige, den Siebröhren ohngefähr gleich weite, dem Längsverlauf der Bündel folgende Schläuche dar, welche zunächst an den Grenzflächen der umgebenden Parenchymzellen zahlreiche, zwischen diese eindringende spitze oder stumpfe blinde Aussackungen zeigen. Andere Aussackungen strecken sich zu längeren, zwischen die umgebenden Gewebeelemente dringenden röhrenförmigen Zweigen, welche theils ebenfalls blinde, oft etwas erweiterte Enden zeigen, theils mit gleichen Zweigen benachbarter Stämme zusammentreffen und in offene Communication treten. Das so gebildete Röhrennetz ist durch das Parenchym ausgebreitet nicht nur zwischen den Gefässbündeln, sondern nicht selten auch in der parenchymatischen Rinde bis unter die Epidermis.

Auch gegen die Tracheen verlaufen die Aeste des Röhrennetzes, um ihre Enden an dieselben anzulegen und, wie angegeben wird, mit ihnen öfters in offene Communication zu treten.

Der Inhalt dieser Röhren ist eine feinkörnige, nach Trécul bei Syngonium-, Xanthosoma-Arten milchige, in anderen Fällen nur wenig trübe Flüssigkeit und sehr reich an Gerbstoff, so dass nach Einwirkung von Eisensalzen oder Kalibichromat das Röhrennetz dunkel gefärbt hervortritt.

Andere Aroideen (Richardia africana, Arum vulgare, Dracunculus, Aglaonema simplex, Dieffenbachia Seguine, Philodendron-Arten) haben keine Milchsaftröhren, sondern in der Peripherie des Siebtheils, in derselben Anordnung wie die beschriebenen Stämme des Röhrennetzes, Längsreihen gestreckt cylindrischer oder prismatischer Schläuche, welche den gleichen (bei Dieffenbachia Seguine nach Trécul gerbstofffreien) trüben Inhalt wie die beschriebenen Röhren führen, aber durch Querwände getrennt und ohne seitliche Anastomosen sind, nur kurze blinde Aussackungen zwischen die Grenzflächen der benachbarten Parenchymzellen senden.

Eine dritte Kategorie — Heteropsis, Lasia, Scindapsus, Monstera, Anthurium, Acorus etc. — entbehrt vollständig sowohl der beschriebenen Röhren als Schläuche.

Dass jene Röhrennetze aus der Vereinigung ursprünglich getrennter ästiger Zellen entstehen, ergibt sowohl ihre Entwicklungsgeschichte als die Vergleichung mit den Schlauchröhren der zweiten Kategorie.

6. Bei den Arten der Gattung **Musa** werden die Gefässbündel im Stamme, dem Blattstiel, dem Mediannerv und der Lamina des Blattes (besonders auch in den Früchten) begleitet von weiten Milchröhren, welche zu je 2 bis 6 symmetrisch um das Bündel, und zwar sowohl um Sieb- als Gefässtheil geordnet, mit demselben jedoch meistens nicht in directer Berührung, sondern von ihm durch 1—2 Lagen Parenchymzellen getrennt sind. Die Röhren sind in Stengel und Blattstiel unverzweigt und bestehen je aus einer Reihe senkrecht übereinander stehender cylindrischer Schläuche, welche etwa 4mal so lang als breit und mittelst einer weiten runden Oeffnung in jeder Querwand zur continuirlichen Röhre vereinigt sind. Rings um jede Querwand ist die Röhre etwas eingeschnürt, wie bereits P. Moldenhawer schön dargestellt hat. Die Röhren enthalten grosse homogene, stark lichtbrechende (Harz?-)Kugeln suspendirt in einer Flüssigkeit, welche fast immer in höchstem Grade gerbstoffreich, nach Trécul nur bei M. zebrina manchmal frei von Gerbstoff ist. Nach Einwirkung von Alkohol oder Kalibichromat tritt ein sehr scharf umschriebener, einem geschrumpften Primordialschlauch gleichsehender Wandbeleg hervor, welcher ebenfalls Gerbstoffreaction zeigt (untersucht bei M. Cavendishii).

Ausser den Milchröhren findet sich Gerbstoff als vorwiegender Inhaltsbestandtheil in einzelnen zerstreuten kurzen Parenchymzellen und einzelnen Cambiformzellen in Stamm und Blattstiel.

Die übrigen untersuchten Musaceen haben, ungeachtet sie in ihrem sonstigen Bau mit Musa durchaus übereinstimmen, keine Milchsaftröhren. An Stelle dieser findet man bei

---

1) Karsten, Monatsber. d. Berliner Acad. 1857. Gesammelte Beiträge p. 253. — Trécul, van Tieghem, Hanstein l. c.

Urania speciosa und Strelitzia auf Querschnitten in der Nähe der stärkern Gefässbündel meist gerbstofferfüllte Räume, welche die Milchröhren zu sein scheinen; der Längsschnitt ergibt aber, dass es nur vereinzelte Parenchymzellen oder Schläuche sind, welche den bezeichneten Inhalt führen und mit einander nicht einmal ununterbrochene Längsreihen bilden. Vielmehr gehören die in verschiedener Höhe auf einander folgenden theils einer und derselben, theils wechselnd verschiedenen Parenchymreihen an. In dem übrigen Parenchym und den Siebtheilen der Gefässbündel finden sich zerstreute Gerbstoffschläuche wie in den gleichnamigen Theilen von Musa. — Heliconia speciosa und H. Bihai zeigen nach Trécul nirgends gerbstofferfüllte Schläuche oder Zellen, mit Ausnahme einzelner in den Siebtheilen der Gefässbündel zerstreuter. Das Gleiche gilt für H. pulverulenta Lindl. Bei Ravenala madagascariensis endlich konnte Trécul nirgends Gerbstoff finden; nur die Wand einzelner Zellen der Blattscheide zeigte nach 20tägiger Einwirkung von Eisensulphat Andeutung von Blaufärbung. —

II. Ungegliederte Milchröhren.

7. **Euphorbiaceen.** Aus dieser Familie ist eine Anzahl Euphorbia-Arten genauer untersucht. Bei den strauchigen, mehr oder minder succulenten Formen heisser Länder wie E. splendens, E. Caput Medusae, canariensis, rhipsaloides etc. zeigt der Stamm einen relativ dünnen Gefässbündel- resp. Holz- und Bastring, welcher ein massiges saftiges Mark einschliesst und von einer ebenfalls starken Rindenparenchymschicht umgeben wird. Dicht an der Aussenseite des Bündelrings laufen, im Rindenparenchym zerstreut, einzeln oder in kleinen Gruppen die stärkeren, dickwandigen Hauptstämme der Milchröhren. Ihr Verlauf ist im allgemeinen longitudinal, jedoch nicht geradlinig, sondern in radialer sowohl als tangentialer Richtung stark undulirt. Sie geben zahlreiche Zweige ab, welche sich durch mehrere Ordnungen weiter verästeln (vgl. Fig. 84, p. 200). Die der ersten Ordnung sind von Hauptstämmen nicht verschieden, auch ihre Richtung ist die gleiche. Die Zweige der höheren Ordnungen werden successive enger und zartwandiger, die der letzten haben stumpfe blinde Enden. Die Richtung der höheren Ordnungen ist mannichfaltig; theils laufen sie gleich den primären der Länge nach, theils drängen sie sich bogig und undulirt zwischen die Zellen des Rindenparenchyms, theils laufen einzelne Zweige in diesem gegen die Oberfläche, um die Innenseite der Epidermis zu erreichen und hier sogleich, oder nachdem sie eine Strecke weit unter der Epidermis verlaufen, blind zu endigen. Andere, wenig zahlreiche, treten durch die Markstrahlen in das Mark, um sich in der peripherischen Region desselben in zahlreiche starke, meist einzeln längsverlaufende Aeste zu theilen. Man findet daher auch an der Markseite des Holzes im Parenchym zerstreute Milchröhren. Netzanastomosen sind nicht vorhanden. Wo eine *H*-förmige Verbindung zweier Röhren gefunden wird, hat dieselbe nur in der Form und Richtung von blind endigenden Aesten ihren Grund. In die Blätter, wo diese vorhanden sind (E. splendens), treten die Milchröhren ein, zunächst den Gefässbündeln folgend, von diesen aus dann zahlreiche vielfach verästelte nach den verschiedensten Richtungen laufende, zuletzt blind endende Zweige durch das Blattparenchym sendend.

Die Röhren hängen durch die ganze Pflanze ununterbrochen zusammen. Nirgends findet sich (mit Ausnahme der vereinzelten, p. 205 erwähnten Querwandbildungen) die Andeutung einer Gliederung. Es ist niemals gelungen, aus einem Stammstücke eine Röhre herauszupräpariren, von welcher auch nur einer ihrer Hauptäste oder -Stämme beiderseits blind geschlossen gewesen wäre. Trécul präparirte aus dem Stamme von E. globosa ein Röhrenstück frei, dessen gesammte Verzweigungen miteinander 93,5mm lang waren, und 42 Verästelungsstellen hatten; dennoch waren 7 Hauptäste und viele kleinere abgerissen. Ich habe aus dem Stamme von E. splendens viele Hauptäste auf 50—70mm Länge frei präparirt, ohne an ihnen selbst (d. h. abgesehen von kürzern Seitenzweigen) ein blindes Ende zu finden. In dem Vegetationspunkt von Stamm, Aesten und Wurzeln und in jungen Blattanlagen reichen die Milchröhren, noch vor Ausbildung der ersten Gefässbündelelemente bis dicht an die äusserste Spitze und sind immer deutlich als Zweige zu erkennen, welche sich von den Röhren in älteren Theilen aus zwischen das neubildende Meristem eindrängen. Schon in der Keimpflanze (an Embryonen der E. resinifera Berg untersucht) ist das le-

schriebene Verhalten der Milchröhren vorhanden, nur dass ihre Verzweigungen noch weniger reich als an der älteren Pflanze sind. Aus diesen Thatsachen ergibt sich, dass die sämmtlichen Röhren in Rede stehender Pflanzen Zweige weniger primärer sind, welche, im Embryo angelegt, mit dem Stocke fort und fort weiter wachsen und ihre Zweige in die neugebildeten Meristeme und Gewebe eindrängen. Vgl. Cap. VI.

Der Embryo und die Keimpflanze der einheimischen, krautigen Euphorbien (Tithymalus Klotzsch und Garcke) zeigt die gleichen Anfänge der Röhren wie bei den bisher besprochenen Arten und die erwachsene Pflanze den gleichen Zusammenhang aller als Zweige weniger primärer Stämme, welche im Cotyledonarknoten zuerst auftreten (vgl. p. 205). Der Verlauf sämmtlicher Zweige ist besonders im Stamme, dem gesammten Wuchse und Bau entsprechend, von dem bei den succulenten Strauchformen verschieden. In den Internodien von E. Lathyris (vgl. Fig. 190) stehen die stärkeren Hauptäste der Röhren in dem Parenchym der Rinde, aussen von den die Siebtheile der Gefässbündel stützenden Fasersträngen, zwischen den Parenchymzellen vereinzelt und in geringer Anzahl. Sie laufen hier durch das Internodium der Länge nach ziemlich gerade und wenig oder nicht verzweigt. Reichliche Verzweigungen von vielfach gekrümmtem und verschlungenem Verlaufe treten dagegen in den Knoten auf (Fig. 190), von hier aus weitere Aeste entsendend, welche theils in der beschriebenen Anordnung in die Rinde nächsthöherer Internodien steigen, theils den Gefässbündeln zunächst folgend in Blätter und Axillarknospen treten, theils endlich an diesen Orten auch zwischen den Gefässbündeln durch in das Mark des Stengels treten, um in dessen saftig bleibender Peripherie, einzeln zwischen Parenchymzellen zerstreut, abwärts zu steigen. Der frühzeitig vertrocknende innere Theil des Markes erhält keine Milchröhren. Von den Knoten gehen endlich aus zahlreiche dünne Aeste, welche nahe der Epidermis längs der Internodien laufen, und mit einander ein hypodermes Röhrensystem bilden. Sie steigen vom Knoten senkrecht in das darüber befindliche Internodium und laufen meist zwischen der ersten und zweiten hypodermen Parenchymschicht, selten direct unter der Epidermis gerade aufwärts, hie und da spitzwinkelig verzweigt. An der nächsten Blattinsertionsstelle, welche sie auf diesem Wege erreichen, biegen viele dieser Aeste, die gleiche Stellung zur Oberfläche behaltend, in den Blattstiel aus, laufen in diesem zur Lamina und verbreiten sich hier nahe der Unterflächen-Epidermis. Die überwiegende Mehrzahl der hier verlaufenden und endenden Zweige gehört jedenfalls dem in Rede stehenden hypodermen System an. Mit den bündelständigen Hauptstämmen steht dieses in keinem andern Zusammenhang, als dem von seinen Ursprungsstellen in den Knoten angegebenen; es ist von jenen in den Internodien durch vielschichtiges lacunöses Rindenparenchym getrennt. Sein Vorhandensein ist schon bei oberflächlichster Untersuchung daran zu erkennen, dass fast aus jedem leichten, bei weitem nicht das Rindenparenchym durchbohrenden Einstich in ein Internodium Milchtropfen austreten. — Wesentlich die gleiche Anordnung der Milchröhren kommt jedenfalls der grossen Mehrzahl der Tithymalus-Euphorbien zu; z. B. E. Cyparissias, silva-

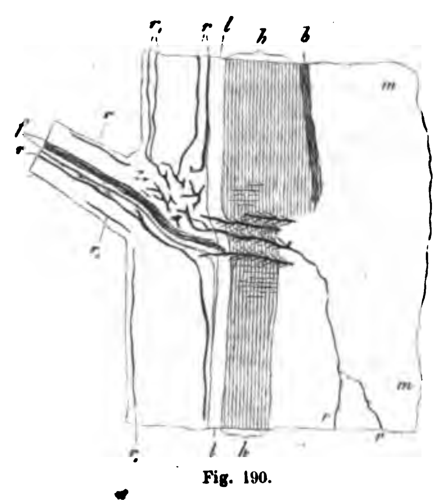


Fig. 190.

Fig. 190. Euphorbia Lathyris. Radialer Längsschnitt durch die Hälfte des Knotens und ıgrenzende Internodienstücke eines erwachsenen Stengels nebst Blattbasis, schwach vergr. Mark. *b* Stück eines Blattspurstrangs. *h* secundäres Holz, *l* Bastschicht des Stengels. Die it *r* bezeichneten dunklen Striche sind die Milchröhren; die kurzen schwarzen Striche und ınkte im Knoten Abschnitte des dortigen Milchröhren-Geflechts. Von diesem sieht man ıfwärts zwei baständige Milchröhren und zwei hypoderme, markwärts vier Röhren abge-n. *r*, hypoderme Milchröhren.

tica, Characias, Peplus, Lagascae, auch der durch besonders grosse und zahlreiche Röhren ausgezeichneten E. Myrsinites; allerdings nach den einzelnen Arten mit mancherlei Differenzen, welche sich vorzugsweise auf die grössere oder geringere Häufigkeit der hypodermen Röhren, das Vorhandensein oder Fehlen der markständigen u. s. w. beziehen und hier übergangen werden können.

Ueber die Milchröhren anderer Euphorbiaceen liegen keine genauern Untersuchungen vor. Hanstein sagt: »Wo die Entwicklung des Milchsaftes selber unmerklich ist, wie etwa bei Ricinus, Mercurialis und anderen Gattungen, da finden wir auch die Gefässe desselben weniger stark verbreitet und in die Augen fallend. Sie besitzen nur sparsame Verästelungen und Anastomosen, dagegen stärker verdickte Wände.« Vogl erwähnt die Milchröhren in der äusseren und inneren Rinde von Hippomane Mancinella und hebt die grosse Aehnlichkeit derer von Hura crepitans mit denen der succulenten Euphorbien hervor.

8. Die Milchröhren der **Urticaceen, Apocyneen** und **Asclepiadeen** stimmen, soweit die Untersuchungen reichen, mit denen der Euphorbien in allen wesentlichen Punkten überein, sowohl was ihre Form, Structur und Verzweigung, als was ihre Entwicklung und Anordnung betrifft. Besonders auffallend tritt diese Uebereinstimmung hervor, wenn man die succulenten blattlosen Asclepiadeen aus den Gattungen Ceropegia, Stapelia mit den Euphorbien ähnlichen Wuchses vergleicht. Durchschnittlich sind die Milchröhren der in Rede stehenden Familien enger und zartwandiger als die der Euphorbien; doch kommen z. B. bei Nerium-, Ficus-Arten sehr starke vor. Bezüglich der Reichlichkeit ihres Vorkommens in Rinde und Mark des Stammes, der Ausbreitung ihrer Zweige im Blattparenchym u. s. w. herrschen zwischen den einzelnen Species jeder Familie dieselben Verschiedenheiten wie innerhalb der Gattung Euphorbia. Während sie z. B. bei dickblättrigen Ficus-Arten ihre Zweige reichlich durch das Blattparenchym bis an die Epidermis ausbreiten, bleiben sie, nach Hanstein, im Blatte von Humulus an den Gefässbündeln und gehen nicht bis in die letzten Verzweigungen dieser. Besonders reiche subepidermale Verzweigungen beschreibt Trécul für die Blätter der Asclepiadeen, Echites peltata und Araujа sericophora.

Von Asclepiadeen und Apocyneen ist eine grössere Anzahl von Formen, zumal durch Trécul untersucht: so Hoya carnosa, Arten von Asclepias (A. Cornuti, curassavica etc. Physostemma, Centrostemma, Cryptostegia, Stapelia, Ceropegia, Echites, Araujа; Nerium, Vinca, Apocynum, Plumiera, Tabernaemontana u. a. m.

Bei den Urticaceen beschränkt sich die genauere Untersuchung vorwiegend auf Ficus-Arten (F. Carica, elastica, repens). Eingehende vergleichende Untersuchungen über Verlauf und Entwicklung der Röhren sind jedoch nicht nur für die letztgenannten, sondern auch für die Asclepiadeen und Apocyneen noch zu wünschen. Vgl. p. 207.

Capitel XIII.

Primäre Anordnung der Intercellularräume.

§ 132. Die luftführenden und zuweilen wasserführenden Intercellularräume sind in dem 51. und den von den Spaltöffnungen, dem Parenchym, dem Bau des Gefässbündels handelnden Paragraphen beschrieben und ihre Anordnung damit zugleich angegeben worden. Hier sei daher nur die schon p. 220 erwähnte Thatsache nochmals hervorgehoben, dass sämmtliche in Rede stehenden Lufträume ein durch die ganze Pflanze hindurch zusammenhängendes System communicirender Röhren bilden, welches, wo Spaltöffnungen vorhanden, zunächst in die unter diesen liegenden »Athemhöhlen« und durch die Spalten selbst nach aussen mündet, bei den vorwiegend in Betracht kommen-

den Land- und Schwimmpflanzen also auch mit der umgebenden atmosphärischen Luft in directer Communication steht.[1])

§ 133. Von den intercellularen Sekretbehältern wurden die kurzen Lücken auch bezüglich ihrer Vertheilung schon p. 216 behandelt.

Hier erübrigt also noch, die Anordnung, den Verlauf der secretführenden Gänge und Canäle zu betrachten und zugleich auf manche Erscheinungen ihres Baues, welche oben (vgl. p. 216) übergangen wurden, Rücksicht zu nehmen; selbstverständlich mit steter Beziehung auf § 50. —

Die secretführenden Gänge durchziehen als anfangs prismatische, mit ihrer Erweiterung meist runden oder elliptischen Querschnitt erhaltende Röhren die Glieder der Pflanze der Länge nach: selten mehr oder minder gestreckte, aber an beiden Enden blind geschlossene Säcke darstellend, wie bei den p. 211 angeführten Ausnahmefällen von Tagetes und Mammea und bei vielen Coniferen. Bei weitem in den meisten Fällen stehen sie durch die ganze Pflanze in offener Communication, ein Röhrensystem darstellend, welches — zumal, aber nicht überall ausschliesslich in den Knoten — verzweigt ist und anastomosirt, und seine letzten, blinden oder ebenfalls anastomosirenden Zweige in die Laubausbreitungen senden kann.

Ihre Stellung in den Gliedern ist je nach Gruppen und selbst Species eine sehr verschiedene, innerhalb jedes dieser Verwandtschaftskreise aber nicht minder regelmässig und beständig. Neben den constant bei einer Species oder Gruppe verschiedenen Werthes vorkommenden sind in manchen Fällen accessorische vorhanden, die nach Individuen resp. Species in wechselnder Zahl vorkommen oder auch fehlen können, z. B. Pinus-Blätter, markständige Gänge der Terebinthaceen, Coniferen etc.

Jede andere Gewebeart und jede Region kann Secretgänge enthalten, selbst der primäre Gefässtheil der Bündel. Doch sind auch in dieser Beziehung die Erscheinungen nach Arten und Gruppen constant, nach den Einzelfällen alle denkbaren Combinationen vorhanden, wie aus nachstehender Uebersicht der wesentlichsten bekannten Fälle und aus den dabei citirten Arbeiten, welche für weitere Details zu vergleichen sind, ersichtlich werden wird. Im Interesse der Anschaulichkeit, und um Wiederholungen zu vermeiden, wird auch in Nachstehendem öfters der ins Cap. XIV und XV gehörenden secundären Veränderungen Erwähnung geschehen.

Die Schleimcanäle der **Marattiaceen**[2]) durchziehen in grosser Zahl das Parenchym von Mark und Rinde des Stammes, vielfach verästelt und anastomosirend. Sie setzen sich von der Rinde aus fort in die Wurzeln, in welchen sie genau der Länge nach gegen die Spitze verlaufen, um hier in dem Meristem zu endigen; und in die Blattorgane, im Petiolus und der Rhachis ebenfalls geradlinig laufend, mit wenigen Aesten und Anastomosen. Ihre Endigungen in den Blattorganen sind nicht genauer untersucht; auch fehlen genaue Angaben über den Verlauf in den Abschnitten der Lamina.

Das Blatt von **Lycopodium** inundatum (auch L. alopecuroides)[3]) ist an seiner Rückenseite von einem Schleimcanal durchzogen, welcher von der Spitze bis zum Grunde läuft und hier ein kurzes Stück weit in die Stengelrinde eintritt, um in dieser blind zu en-

---

1) Vgl. Sachs, Experimentalphysiologie p. 254.
2) Harting et de Vriese, Monogr. des Maratt. — Frank, l. c.
3) Hegelmaier, Bot. Ztg. 1872, p. 844.

digen. Der fertige Canal wird wie bei Marattia begrenzt von dicht verbundenen Zellen des angrenzenden Parenchyms, diesem aber sitzen unregelmässig keulenförmige Zellen an, welche in das Lumen des Kanals wie Härchen hineinragen. In dem jungen Blatte bilden diese Zellchen an Stelle des späteren Canals einen 4—5 reihigen dichten Strang und sind von der Form eckiger Meristemzellen; mit Entfaltung des Blatts weichen sie unter entsprechender Dehnung der umgebenden Gewebe auseinander und strecken sich zu der Keulenform, während der Schleim zwischen ihnen auftritt. Sie sind demnach das in noch höherem Grade wie bei Marattia dissociirte Epithel des Ganges. — Einen ähnlichen, kleinen Gang enthalten bei L. annotinum die Randverbreiterungen an den dorsalen Flügelleisten der Aehrenblätter.

Im Stamme der **Cycadeen** finden sich die Schleimgänge ebenfalls durch das Parenchym verbreitet, vorzugsweise reichlich und mit Verästelungen und Anastomosen in der Rinde. In die Wurzeln treten sie nicht ein. Aeste von denen des Stammes gehen dagegen stets in die Blätter, um in diesen zu endigen. Sie durchziehen Petiolus und Rhachis der Fiederblätter der Länge nach, je nach Species und Individuum in verschiedener Zahl – bei einem kleinen Blatte einer Keimpflanze von Zamia longifolia fand ich z. B. im Petiolus nur 2, in den grossen Blättern kräftiger Stöcke sind sie zahlreich; ihre Vertheilung im Parenchym überall wenig regelmässig. In die Blattfiedern treten sie nur ein bei den Formen von Dioon, Encephalartos, Stangeria[1]), bei ersterer Gattung jeweils über den Gefässbündeln verlaufend, bei Encephalartos zwischen denselben, und zwar mit den parallelen Gefässbündeln in derselben Fläche und in gleichen Abständen regelmässig alternirend; in der Pinna von Stangeria über und unter den Gefässbündeln der Rippe liegend, ohne seitwärts in die Lamina auszutreten. In dem untersuchten Exemplar liefen in der Rippe ein mittleres und jederseits neben diesem ein seitliches Gefässbündel. Ein Schleimgang steht zwischen dem mittleren Bündel und der oberen Epidermis, je einer zwischen der unteren und der das mittlere von den seitlichen Bündeln trennenden Lücke.

Unter den **Coniferen** haben alle untersuchten Arten, mit alleiniger strenger Ausnahme von Taxus, Harzgänge oder Harzbehälter, je nach Species in verschiedener Vertheilung und Häufigkeit.

Geht man aus von den Blättern[2]), so liegt in den mit einem medianen Gefässbündel resp. Gefässbündelpaare versehenen bei den untersuchten Arten der Cupressineen, Sequojeen, Taxineen, der Gattungen Saxegothea, Dacrydium, Podocarpus (mit Ausschluss der Section Nageia) und Tsuga mit Ausschluss der Ts. Douglasii Carr. **ein constanter** Harzgang zwischen dem Bündel und der Epidermis der Blattunterfläche, entweder dicht bei dieser, oft als Kiel oder Wulst nach aussen vorspringend wie bei Juniperus-, Thuja-, Biota-Arten, oder in der Tiefe, nahe dem Bündel, z. B. Cunninghamia (Fig. 191). Dazu kommen bei manchen Arten (z. B. Cryptomeria) accessorische, in ihrer Stellung den constanten der Abietineen entsprechende. Diese liegen (mit der erwähnten Ausnahme von Tsuga) je einer in jedem Seitenrande des Blattes nahe der Oberfläche, sie sind allein vorhanden, z. B. immer bei Larix, Cedrus, oder mit ebenfalls hypoderm verlaufenden accessorischen, deren Zahl und Stellung wechselt nach Species sowohl wie Individuum; in den Nadeln von Pinus silvestris z. B. in dem Grade, dass ihrer 1 bis 22 beobachtet sind.

In den Blättern von Sciadopitys liegen 4—10 Gänge unter der Epidermis, je nach den einfachen oder Doppelblättern in verschiedener Symmetrie über Rand, Ober- und Unterseite vertheilt.

In den Blättern von Araucaria, Dammara, Ginkgo mit mehreren Gefässbündeln verlaufen wenigstens ebenso viele Gänge als Bündel, mit diesen in ohngefähr derselben Ebene alternirend.

Die Gänge durchziehen in den meisten Fällen die gestreckten Blätter continuirlich von der Basis an, um oben in theils individuell, theils nach Arten verschiedener Entfernung von der Spitze blind zu endigen; der mediane Gang der Podocarpus-Arten z. B. hört weit unter der Mitte des Blattes auf. In der Blattlamina von Ginkgo liegen statt der ununterbrochenen Kanäle zwischen den Gefässbündeln kurze, 1mm und darüber lange, beiderseits blind geschlossene cylindrische Säckchen in einer unterbrochenen Reihe. In den schuppenförmigen

1) Kraus, Cycadeenfiedern l. c. 328.
2) Thomas, Coniferenblätter, l. c.

Blättern vieler Cupressineen, wie Thuja u. s. w., sind die Gänge selbstverständlich kurz, relativ breit, besser Lücken oder Höhlen zu nennen.

Die Gänge und Lücken der Blätter setzen sich von der Insertion dieser in die primäre Stammrinde fort und verlaufen in derselben senkrecht abwärts. Auf dem Querschnitt bilden sie einen in dem Rindenparenchym liegenden Ring und sind in diesem im allgemeinen der Anordnung der Blätter entsprechend gruppirt. Bei einer jedenfalls grossen Reihe von Formen endigen sie über der Insertion tiefer stehender Blätter blind, ohne mit andern Gängen in offene Communication zu treten. So bei den untersuchten Cupressineen mit wirtelständigen Blättern, wie Thuja, Biota, Juniperus. Bei J. communis z. B. tritt von jedem Blatte ein starker Gang in den Stamm und läuft hier, eine der drei Kanten einnehmend, abwärts bis dicht über die Insertionsebene des nächstuntern Wirtels, um hier aufzuhören.

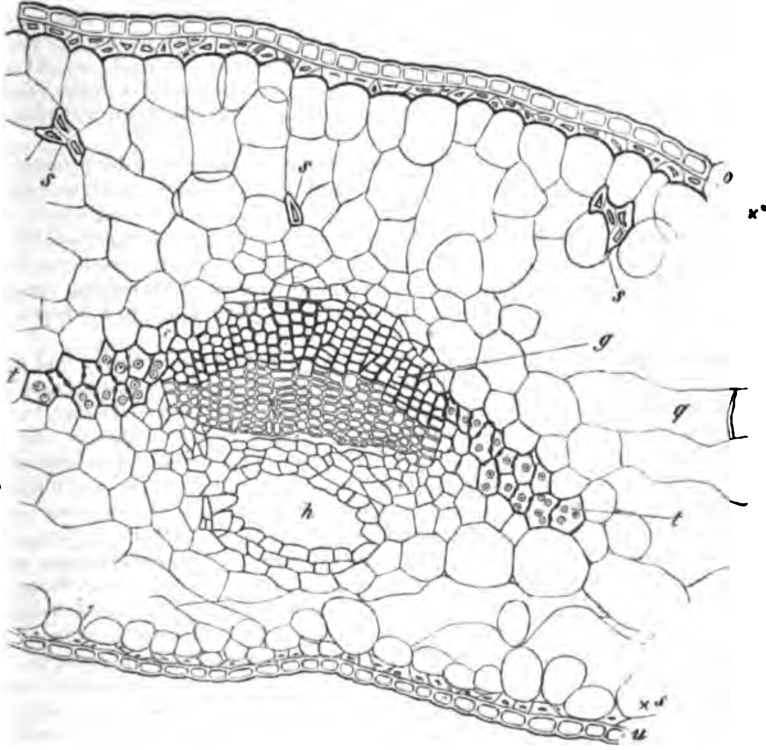


Fig. 191.

Andererseits münden bei Pinus silvestris, Abies excelsa und nach Mohl's Angaben[1] **wohl bei den Abietineen überhaupt, die vom Blatte kommenden Gänge, nachdem sie durch zahlreiche Internodien abwärts gestiegen sind, in andere, tieferstehenden Blättern zugehörige ein; der Einmündungsstelle entspricht eine Erweiterung des aufnehmenden Ganges. Die**

Fig. 191. Cunninghamia sinensis, Querschnitt durch das Blatt (220). *u* untere, *o* obere ·lache; *h* Harzgang, $_+s$ hypoderme, *s* im Parenchym zerstreute Sklerenchymfasern. *g* Ge-ässtheil des medianen Bündels, *t* dessen Tracheidensaum. Unten, gegen den Harzgang zu, ler zartwandige Siebtheil; der weisse Streif an seiner Grenze gegen das den Harzgang um-:ebende Parenchym ist das zusammengedrückte Primordialgewebe des Siebtheils. *q* quergetreckte Parenchymzelle der Blattmitte.

---

1) Bot. Ztg. 1859, p. 333.

Gänge der primären Rinde sind daher zu einem System communicirender Canäle verbunden. Der Aufbau dieses sowohl wie seine Verbreitung unter den einzelnen Formen bleibt noch genauer zu untersuchen.

Bei weitem die meisten Coniferen besitzen ausser den soeben besprochenen corticalen Gängen in den primären Gewebecomplexen des Stammes keine anderen. So alle untersuchten Taxineen ausser Ginkgo; die meisten Cupressineen, Podocarpus, Cedrus, Abies, Tsuga, Pseudolarix. — Araucaria Cookii und brasiliensis und Widdringtonia cupressoides haben ausserdem, nach van Tieghem, in dem Siebtheil der primären Gefässbündel einen Gang, welcher jedoch vor dem Austritt des Bündels in das Blatt aufhört. —

Bei den Arten von Pinus s. str., Larix, Picea, Pseudotsuga liegt nicht im Siebtheil, sondern in dem Gefässtheil der primären Bündel ein ebenfalls nicht in das Blatt fortgesetzter Gang. —

Ginkgo biloba endlich hat, ausser den corticalen, grosse Gänge in dem Mark. Im Querschnitt sind deren einer oder zwei vorhanden und so gestellt, dass sie den Insertionen der nächsthöhern Blätter entsprechen. Nichtsdestoweniger endigen sie blind, sowohl nach unten als nach dem Blattstiele zu, wenn auch der in diesem oberhalb der Gefässbündel gelegene Canal in der idealen Verlängerung des vor dem betreffenden Blatte stehenden markständigen liegt.

In der Wurzel fehlen die Gänge bei allen untersuchten Coniferen der primären Rinde, bei den meisten auch dem Gefässbündel. In letzterm finden sie sich jedoch bei bestimmten Arten, resp. Gruppen; und zwar, nach van Tieghem, bei Araucaria Cookii und brasiliensis fünf in jedem Siebtheile des diarchen Bündels, bei Widdringtonia cupressoides an denselben Orten eins. Die Cedern und Tannen (Cedrus Deodara, Abies pectinata, balsamea, Brunoniana) und Pseudolarix Kämpferi haben mitten in dem Wurzelstrang einen Canal. Bei den Kiefern (Pinus s. str.) und Larix liegt ein Gang zwischen den p. 371 beschriebenen beiden Schenkeln jeder Gefässplatte.

Alismaceen und **Butomeen.** Für Alisma Plantago haben Meyen und besonders Unger[1]) genaue Beschreibungen der mit milchigem Inhalt versehenen Saftkanäle gegeben, Frank die Entwicklungsgeschichte derselben klar gelegt. Nach Unger's Beschreibung fehlen die Gänge den Wurzeln, sind aber in der ganzen übrigen Pflanze verbreitet. Im Rhizom durchziehen sie das Parenchym, ein nach allen Richtungen verzweigtes Netz bildend, und in ihrem Verlaufe unabhängig von dem der Gefässbündel. Die in Blattstiel- und Blüthenschaft tretenden zweigen sich von diesem Netze ab, und laufen dann der Länge nach, auf ihrem Wege durch seltene Queranastomosen verbunden. Die des Blüthenschaftes finden sich nur in dem hypodermen Parenchym. In dem lacunösen Gewebe des Blattstiels liegen zahlreiche kleine Gefässbündel in der Peripherie und fünf in einem Bogen stehende in der Mitte. Ausser von jedem peripherischen Bündel, zwischen diesem und der hypodermen Zellschicht liegt ein Gang; je ein weiterer, mit seinem Epithel direct an die Epidermis grenzender alternirt mit zwei peripherischen Bündeln. Rings um die innern Bündel liegt ein Gang in der diese umgebenden Parenchymschicht gegenüber den Ansatzstellen der die Luftlücken trennenden Parenchymplatten. In der Lamina der ausgebildeten Laubblätter treten die Gänge beiderseits unmittelbar unter die Epidermis; ihre Hauptstämme begleiten die Hauptgefässbündel des Blattes; ihre sehr reichen Verästelungen bilden mit einander ein überall geschlossenes Netz, dessen Maschen sich mit denen des Gefässbündelnetzes nicht decken. Die linealen Primordialblätter der jungen Pflanze haben nur drei, die drei Gefässbündel begleitende und nur an der Spitze des Blattes zusammen mündende Saftgänge. Die in Bracteen und Sepala eintretenden sind nur am Grunde dieser durch Anastomosen miteinander verbunden und laufen dann parallel gegen die Spitze, um vor dieser blind zu endigen.

Bei Sagittaria sagittifolia stehen in den Stolonen die Gänge in der Rinde in zwei Kreisen, einem peripherischen und einem innern, dem Gefässbündelcylinder genäherten; in den ähnlich wie bei Alisma gebauten Blattstiele finden sich Gänge zwischen der Epidermis und denjenigen Gefässbündeln, welche nicht direct an diese anstossen; sodann zwischen den Bündeln stehende, und einzelne weiter innen an den Vereinigungsstellen der die Luftlücken trennenden Parenchymplatten (van Tieghem).

1) Meyen, Phytotomie, Taf. XIV. — Unger, Das System der Milchsaftgänge in Alisma Plantago. Denkschr. d. Wiener Acad. Bd. XIII. 1857. — van Tieghem, l. c.

Aehnliche, bei Schleiden[1]) und van Tieghem im Detail nachzusehende Verhältnisse wie bei den beschriebenen Alismaceen finden sich bei Hydrocleis Humboldtii. Auch hier fehlen die Gänge in den Wurzeln.

Unter den **Aroideen** kommen nach den Beobachtungen von Trécul[2]) und van Tieghem[3]) den Genera Philodendron, Homalonema, Schismatoglottis Harz- und ätherisches Oel führende Gänge zu, manchen Aglaonema-Arten Gummigänge. Den übrigen Genera der in Rede stehenden Familie, soweit sie darauf untersucht sind, fehlen die Gänge; und zwar einerseits allen denjenigen, welche ächte Milchröhren besitzen, andererseits auch solchen, deren Gefässbündel weder von Milchröhren noch von gerbstofführenden Schlauchreihen begleitet sind. Vgl. p. 451. Die Harzgänge der zahlreichen untersuchten Arten von Philodendron durchziehen in Form enger Canäle der Länge nach alle Glieder der Pflanze; wahrscheinlich, worüber jedoch nichts ausdrücklich angegeben wird, so, dass alle in den Knoten und übrigen Ansatzorten auch unter einander im Zusammenhang stehen. In den Seitenwurzeln, dem Stengel und Blattstiel sind sie in dem Parenchym zerstreut, in der Wurzelrinde 2, 4—5 bis selbst 8 (Ph. Melinoni) mehr oder minder regelmässige concentrische Reihen bildend (Fig. 192); in Stengeln und Blattstiel entweder nur in der peripherischen Parenchymzone, selbst zwischen dem hypodermen Collenchym vorkommend, oder auch (Philodendron hastatum, tripartitum, micans) im Innern zwischen den Gefässbündeln. In der Blattlamina verlaufen sie in dem Parenchym zwischen den tertiären Gefässbündelzweigen und diesen parallel; entweder ohngefähr in der Mittelebene des Blattes (z. B. Ph. micans, lacerum, crinipes, Imbe etc.); oder nahe der Blattunterfläche, von der Epidermis dieser nur durch 1—2 Zellenschichten getrennt (z. B. Ph. eximium, Rudgeanum, Sellowianum, pinnatifidum, cannaefolium etc.)

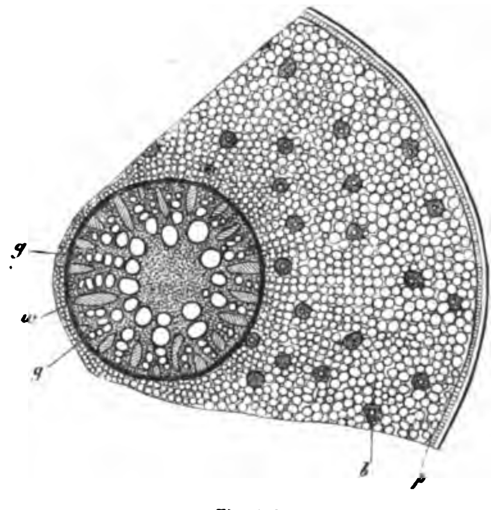


Fig. 192.

Form und Verlauf der Gänge von Schismatoglottis, Homalonema rubescens und H. Porteanum sind denen von Philodendron im Wesentlichen gleich, mit der Einschränkung jedoch, dass sich im Stengel von H. rubescens statt der langgestreckten Canäle elliptische Höhlungen befinden von 0,25—0,50mm Länge auf 0,20—0,38mm Breite. Auffallend ist, dass nach Trécul's Angabe bei H. Wendlandii die Canäle und Lücken ganz fehlen.

Das Parenchym des Stengels von Aglaonema marantaefolium wird seiner ganzen Länge nach von etwa 0,24mm weiten Gummi-(Schleim?-)gängen durchzogen, welche sich jedoch weder in die Blätter noch die Blüthenstengel fortsetzen. Bei A. simplex fehlen dieselben. —

Aehnliche Gummigänge fand van Tieghem im Stiel und der Mittelrippe der Blätter von Monstera surinamensis, in der Stengelrinde und dem Blattstiel von Rhaphidophora pinnata

Fig. 192. Philodendron Imbe Hort. Halens. Querschnitt durch eine starke Nebenwurzel, schwach vergr. Axiler Gefässstrang, rechts die ganze Rinde. *g* Aussenrand der Gefässreihen. Die schräg schraffirten Radialstreifen, *w* die Siebgruppen. *p* Periderma, *b* Faserbündel, einen milchsaftführenden Intercellulargang umschliessend.

---

1) Grundzüge, 3. Aufl. I, 267.
2) Comptes rendus T. LXII, p. 29 (1866).
3) Structure des Aroidees, l. c.

und im unteren Theile des Blattstiels von Anthurium crassinervium, während dieselben bei M. Adansonii und Rh. angustifolia, Anth. violaceum fehlen.

Der Bau der besprochenen Harzgänge ist, wie schon oben angedeutet wurde, der typische; in den Wurzeln der Philodendren wird ihr durchschnittlich 2—3 schichtiges Epithel durch 2—3 fest verbundene Lagen enger gestreckter Sklerenchymfasern umscheidet (vgl. p. 218). Die Harzlücken im Stengel von Homalonema werden von mehreren Schichten zartwandiger in radiale (augenscheinlich aus der Theilung ebenso vieler primärer Zellen entstandene) Reihen geordneter Zellen eingeschlossen; die innersten springen gleichmässig convex in die Lücke vor. — Die erwähnten Gummigänge werden von einer Schicht kleiner, öfters ähnlich wie bei Marattien in den Gang vorspringender Zellen umgeben, welche im übrigen von denen des angrenzenden Parenchyms wenig verschieden sind.

In den Rhizomen der untersuchten **Canna**-Arten, auch im unteren Theile des blühenden Stengels, finden sich zahlreiche Gänge, welche von einem klaren durchsichtigen Schleim erfüllt sind, der nach dem Durchschneiden in glänzenden Tropfen hervorquillt. Die Gänge fehlen der Rinde und sind in dem Gefässbündel-Cylinder in der Peripherie sehr zahlreich, in der Mitte spärlicher. Sie durchziehen das Rhizom der Länge nach, ihre Endigungen sind nicht beobachtet; Anastomosen- oder Verzweigungsstellen wurden hie und da angetroffen. Ihre Wände werden von kleinen protoplasmareichen Zellen gebildet, welche vielfach unregelmässig papillös in den Gang hineinragen. Eingehendere Untersuchungen, auch über die Entwicklung, fehlen noch.

Von den **Compositen**[1]) haben alle untersuchten Formen aus den tubifloren Abtheilungen ein durch reiche Gliederung und Beständigkeit der Anordnung ausgezeichnetes System von Oelgängen. Ueber die Labiatifloren liegen keine Untersuchungen vor. Bei den liguliflorcn Cichoraceen fehlen sie; mit Ausnahme vereinzelter, zuletzt zu besprechender Fälle.

In den Wurzeln der Corymbiferen und Cynareen liegen die Gänge im innersten Theile der primären Rinde und zwar typisch eine einfache Bogenreihe vor jeder Siebgruppe des axilen Gefässstranges, also mit zwei Gefässplatten dieses alternirend. Nach dem gewöhnlichen Bauplane der Wurzeln liegen auch bei diesen Pflanzen die Zellen der inneren Parenchymschichten in regelmässigen, zugleich radialen und concentrischen Reihen, zwischen der Berührungskante von je vier befindet sich ein 4—8 kantiger Intercellulargang; die innerste Schicht hat die Eigenschaften der Endodermis. Im einfachsten Falle nun nehmen die an der bezeichneten Stelle zwischen Endodermis und nächstäusserer Parenchymschicht liegenden kantigen Intercellulargänge die Eigenschaften, d. h. den Inhalt ölführender an. Sie bilden daselbst miteinander die Bogenreihe und sind seitlich nur durch je eine Zelle von einander getrennt. Nach van Tieghem kommen oft, speciell bei Tagetes patula, die Oelgänge an der bezeichneten Stelle zu Stande zwischen zwei aus tangentialer Theilung der ursprünglich einfachen und vor den Gefässplatten einfach bleibenden Endodermisschicht hervorgehenden concentrischen Zelllagen, von denen dann die innere die Eigenschaften der Endodermis behält. An der Keimpflanze von Helianthus annuus können sich beide Fälle nebeneinander bei derselben Hauptwurzel finden. Zu diesen normalen Gängen kommen nicht selten andere, peripherische, welche in derselben Weise zwischen der die Endodermis umringenden und der nächstäusseren Schicht entstehen. Sämmtliche Gänge sind zunächst eng, die beiden seitlich äussersten jeder normalen Bogenreihe dreikantig, die übrigen vierkantig. Wo eine peripherische Reihe vorhanden ist, können die dieser angehörenden mit solchen der inneren Reihe durch Spaltung der trennenden Zellwand zusammenfliessen. Die Zahl der Gänge einer jeden normalen Bogenreihe oder Gruppe zeigt selbst innerhalb einer und derselben Wurzel individuelle Schwankungen, jedoch ergeben sich bei reichlicher Vergleichung verschiedene, für Gruppen, Genera und Arten characteristische Durchschnittsziffern.

Am höchsten sind diese — nachstehend immer für eine einzelne, vor einem Siebtheil stehende Gruppe anzugeben — bei den untersuchten Cynareen. 10 und mehr für die diarchen Hauptwurzeln von Carduus pycnocephalus, Silybum marianum, Xeranthemum cylindraceum, die di- oder triarchen von Centaurea atropurpurea, Echinops exaltatus; 15—20 für die diarche Hauptwurzel von Cirsium arvense; 12—15 für die tetrarche Nebenwurzel

1) van Tieghem, Canaux sécréteurs, l. c.

von Serratula centauroides. Calendula officinalis hat 8—10, Venidium calendulaceum 3—5. —

Bei den Senecioneen nimmt die Zahl ab: z. B. Helianthus annuus, tetrarche Hauptwurzel, 5—8.[1]) Gnaphalium citrinum, diarche Wurzel, 5—8; Tagetes patula, diarche Hauptwurzel, 5—7. Arnica Chamissonis, Tanacetum vulgare tetrarch, 4—6, Cotula matricarioides, triarch, 2, Achillea Millefolium ebenso, 1—3, Senecio vulgaris, tetrarch, 2, zuweilen in 1 vereinigt, Pyrethrum Parthenium, triarch, 1, selten 2 u. s. w. —

Unter den Astereen fand van Tieghem 6—8 in einer triarchen Wurzel von Inula montana, nur 1 dagegen bei Bellis perennis, Erigeron glabellus, Aster, Conyza, Solidago-Arten. In letzteren Fällen, zumal bei Solidago limoniifolia, kann der Canal stark erweitert werden, indem die ihn ursprünglich aussen begrenzenden Zellen auseinanderreichen, so dass er sich bis zur nächstäusseren Schicht erstreckt, oder selbst durch weiteres Auseinanderweichen noch in mehrere weiter aussen befindliche hineinzuragen kommt.

Von Eupatorieen zeigte eine triarche Wurzel von Tussilago Farfara je 5—7 Gänge; eine ebensolche von Ageratum conyzoides 2—3; Petasites niveus und Eupatorium aromaticum nur je einen, wie bei Solidago erweiterten.

Mit der Ausdehnung der primären Rinde durch secundäre Holz- und Bastbildung bleiben wenigstens bei den untersuchten Senecioneen die primären Gänge der Wurzel an ihrer Stelle, indem sie an Weite und die sie umgebenden Zellen durch Theilung an Zahl verschiedentlich zunehmen. Vgl. die Details über Tagetes patula bei van Tieghem, l. c. und die Abbildung von Radix Artemisiae in Berg, Atlas, Taf. XV.

In dem Stengel der in Rede stehenden Compositen fehlen die Oelgänge nur in relativ seltenen Ausnahmsfällen: Echinops exaltatus, Gnaphalium citrinum nach van Tieghem. In den bei weitem zahlreichsten Fällen setzen sie sich, unter der aus Folgendem sich ergebenden Verzweigung, resp. Vermehrung, von der Wurzel aus durch den Stengel sammt dessen Auszweigungen und Blättern fort. Sie stehen im primären Gewebe des Stengels zunächst immer dicht an der Aussenseite der Pleromscheide, welche sich (p. 431) bei den Compositen über die Aussenseite des Gefässbündelrings von dem hypocotylen Glied aus durch den ganzen Stengel verfolgen lässt. In dem hypocotylen Gliede sind die Gänge zunächst von demselben Bau und derselben Anordnung, wie in der Wurzel; weiter nach oben, zumal von dem Cotyledonarknoten an ändern sie ihre Anordnung, entsprechend der der Gefässbündel, in sogleich anzuführender Weise; von der Pleromscheide werden sie durch eine besondere, oft klein- und vielzellige Epithelschicht abgetrennt. Zu diesen in der primären Rinde verlaufenden kommen bei bestimmten, nicht bei allen Arten andere, in der Peripherie des Markes stehende Gänge hinzu, aber immer erst über dem Cotyledonarknoten.

Bezüglich der speciellen Vertheilung im Stengelquerschnitt führt van Tieghem folgende Specialfälle auf.

1. Nur rindenständige, an die Pleromscheide angelehnte Gänge vorhanden.

a. Nur je ein Gang in der Mitte des Aussenrandes eines jeden Hauptblattspurbündels: Senecio vulgaris, Kleinia ficoides, Cineraria maritima, Flaveria Contrajerva, Bellis perennis, Petasites niveus, Baccharis halimifolia etc.

b. Ebenso, dazu aber vor dem Aussenrande jeder vereintläufigen Blattspur (faisceau réparateur) soviel Gänge, als Einzelspurstränge zu den vereintläufigen weiter oben zusammentreten: Aster.

c. Jederseits neben dem Siebtheile jedes Hauptblattspurstranges ein Gang: Tagetes patula, Arnica Chamissonis, Tanacetum vulgare, Cotula matricarioides, Anacyclus Pyrethrum, Pyrethrum Parthenium, Santolina Chamaecyparissus, Achillea millefolium, Zinnia elegans, Inula montana, Cirsium arvense etc.

d. Eine unpaare Zahl, z. B. 3—5 Gänge vor dem Aussenrande jedes Hauptbündels: Centaurea atropurpurea.

e. Eine Gruppe von Gängen vor jedem Seitenrande des Siebtheils jedes Hauptbündels: Silybum marianum.

2. Rinden- und markständige Gänge vorhanden. Letztere vor den Gefässtheilen der Bündel.

---

1) Vgl. Sachs, Bot. Ztg. 1859, Taf. VIII, Fig. 7.

a. Markständige Gänge nur vor einzelnen Bündeln, z. B. zweien: Ageratum conyzoides.

b. Vor jedem Blattspurbündel aussen ein Rinden-, innen ein Markgang: Solidago limonifolia.

c. Vor jedem Blattspurbündel ein Mark- und mehrere Rindengänge: Serratula centauroides, Dahlia variabilis.

d. An jedem Bündel eine Gruppe markständiger und eine rindenständiger Gänge: Carduus pycnocephalus, Spilanthes fusca.

e. Eine mark- und eine rindenständige Bogenreihe vor jedem Bündel: Helianthus tuberosus. —

Die Blattstiele und Blätter ermangeln der Oelgänge, wenn diese in dem sie tragenden Stengeltheile fehlen, selten auch wenn letzterer Gänge enthält: Xeranthemum cylindraceum, Cirsium arvense, Wurzelblätter von Lappa grandiflora. In den meisten Fällen sind in den Blättern Oelgänge vorhanden und zwar vorwiegend als directe Fortsetzungen resp. Verzweigungen stengelständiger; ausserdem manchmal noch andere, welche accessorische genannt werden können. Erstere können hingegen bündelständige heissen, weil sie die Bündel begleiten, und zwar gleich den rindenständigen direct oder nahe der parenchymatischen oder Endodermisscheide stehend, welche jedes einzelne Bündel aus dem Stamm ins Blatt mitnimmt. Bei einzelnen Pflanzen, wie Tussilago Farfara, Cineraria maritima sind sie in die Scheide selbst eingeschaltet. Ihre Zahl und Anordnung an jedem Bündel auf dem Querschnitt ist in ähnlicher Weise, aber noch mannichfaltiger nach Species variirt wie in dem Stengel, wie aus den von van Tieghem, l. c. p. 118 und 133 ff. aufgeführten Beispielen ersehen werden kann. Sie begleiten die Gefässbündelzweige entweder durch die Lamina (worüber noch genauere Untersuchungen anzustellen sind), oder sind auf Mittelrippe oder Rhachis beschränkt, wie im Blatte von Tagetes patula, wo sie in die seitlichen Blattabschnitte nicht eintreten. Ihre Gestalt, durchschnittliche Grösse und Begrenzung ist ursprünglich wenigstens dieselbe wie in der Wurzel.

Zu diesen bündelständigen Gängen kommen in einzelnen Fällen, bei solchen Arten welche im secundären Baste des Stengels solche bilden, andere, in dem letztgebildeten Theile der Siebregion der Blattstielbündel gelegene, z. B. Helianthus annuus.

Accessorische Gänge fand van Tieghem im Blatte von Solidago limoniifolia: unter der Epidermis der Unterfläche, von dieser durch 1—2 Lagen Collenchymzellen getrennt, beiderseits von der Mittelrippe eine Reihe von 3—5 engen Canälen. Sodann bei Tagetes patula: Weder die Cotyledonen noch die seitlichen Abschnitte der Lamina erhalten bei dieser Pflanze bündelständige Gänge. Dafür liegt jederseits längs des Randes, in dem Parenchym der Blattunterseite, eine unterbrochene Reihe beiderseits blind geschlossener ölführender — (schizogener) Säckchen (vgl. p. 211).

Bei den Cichoriaceen endlich fehlen die Oelgänge den meisten untersuchten Arten in allen Theilen und sämmtlichen in Stengeln und Blattorganen. In der Wurzel von Scolymus grandiflorus aber fand van Tieghem fünfzählige Gruppen derselben, genau von der gleichen Stellung, Entstehung und Structur wie die primären der Senecioneenwurzel. Und in der diarchen Hauptwurzel von Cichorium Intybus und Lampsana communis finden sich gleichsam Rudimente der Gänge, indem es an den Stellen der Endodermis, wo sie bei anderen Compositen entstehen, zu den charakteristischen Zelltheilungen, nicht aber zur Oeffnung des Ganges kommt. Scolymus ist daher die einzige bekannte Cichoriacee, welche neben den Milchsaftröhren Oelgänge wirklich hat.

Anders scheint es sich zu verhalten mit den Beziehungen zwischen dem Vorkommen der Oelgänge und der die Gefässbündel begleitenden Schläuche mit milchigem Inhalt (p. 157). Wenigstens fand van Tieghem beide Organe nebeneinander in dem oberen Theile des Stengels und seinen Blättern bei Cirsium arvense und Lappa; in den Blättern allerdings die Gänge bald aufhörend, die Schläuche dafür zahlreicher werdend. Aehnlich scheint es sich bei anderen Arten, z. B. nach Trécul's und van Tieghem's Angaben bei Cynara Scolymus zu verhalten; doch sind hier noch weitere Untersuchungen nöthig.

Alle untersuchten **Umbelliferen**[1]) besitzen ohne Ausnahme ein sehr reiches System

1) Jochmann, De Umbelliferarum structura, Berlin 1854. — Trécul, Comptes rendus Tom. LXIII, 154, 201 (1866). — N. J. C. Müller, in Pringsheim's Jahrb. V, l. c. — van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. XVI. Vgl. oben, § 50.

longitudinaler, meist anastomosirender Saftgänge, deren Inhalt ätherische Oele mit Harz oder milchige Gemenge dieser Körper mit Schleim und Gummilösungen sind.

In den primären Geweben der Wurzel liegen die Gänge ausschliesslich in der Peripherie des Gefässstranges, unmittelbar innerhalb der Endodermis. Ihre Bildung geht aus von einem in jedem Querschnitt vor der Kante jeder Gefässplatte gelegenen Abschnitt des einschichtigen Pericambiumrings. Die Zahl der Zellen dieses Abschnitts ist immer eine gerade, z. B. 6, 10, 12; die radiale Wand, welche die beiden mittleren trennt (sie mag die mittlere heissen), steht vor dem äussersten Gefäss der Platte, in der Verlängerung der Mittelebene dieser. Beiderseits von ihr liegt dann die gleiche Zahl (z. B. 3, 5 . . .) gangbildender Zellen. Diese sind zunächst im Querschnitt rechteckig und etwas radial gestreckt. Jede theilt sich dann durch eine ihrer Aussenfläche mitten angesetzte, gegen die der Verlängerung der Gefässplatte zugekehrte Radialwand unter etwa 45° geneigte, diese aussen von ihrer Mitte treffende Wand in je eine grosse, auf dem Querschnitt unregelmässig fünfeckige und eine kleine dreieckige Zelle. Die dreieckigen Zellen liegen an der Aussengrenze der Pericambiumschicht, die fünfeckigen gehen durch die ganze Dicke dieser; die mittlere Radialwand des Ringabschnitts wird von zwei, alle übrigen von einer der geneigten Wände getroffen. An den Kanten zwischen jeder dreieckigen und ihrer fünfeckigen Schwesterzelle entsteht nun durch Auseinanderweichen der Wände ein Oelgang; und zwar an der mittleren Radialwand ein vierkantiger, welcher aussen von den zwei klein bleibenden ursprünglich dreieckigen, innen von 2 fünfkantigen begrenzt wird; an allen übrigen Radialwänden aber entsteht ein dreikantiger, aussen von einer dreieckigen, innen von 2 fünfeckigen Zellen begrenzter. Vor jeder Gefässplatte sowohl zwei- als mehrstrahliger Bündel kommt so eine Bogenreihe von Gängen zu Stande, deren Zahl immer eine ungerade sein muss: ein mittlerer und jederseits von ihm die gleiche Anzahl seitlicher. Die absolute Zahl wechselt nach Species und Individuum etwa zwischen 5 und 13 vor jeder Gefässplatte. Von den Gängen einer jeden Gruppe ist der mittlere vierkantige der grösste, mit der Entfernung von ihm nimmt die Weite der übrigen ab.

Zu diesen den Gefässplatten entsprechenden Gängen kommt etwas später ein kleiner in der Mitte einer jeden Siebgruppe. Er ist im Querschnitt fünfeckig und wird aussen von zwei Zellen des Pericambiumrings, innen von drei der Siebgruppe begrenzt. — Die Gesammtzahl der Gänge in einem Wurzelstrange kann hiernach eine sehr grosse werden, z. B. 2×11 gefässständige plus 2 siebständige in der diarchen Hauptwurzel von Pastinaca; 4×5 gefässständige plus 4 siebständige in tetrarchen Adventivwurzeln von Oenanthe pimpinelloides u. s. w. Adventivwurzeln wie die der letztgenannten Pflanze können diese primäre Structur lange, selbst zeitlebens, beibehalten. Meistens, und bei allen untersuchten Hauptwurzeln dagegen ändert sich diese frühzeitig. Das im Gefässbündel entstehende Cambium (§ 159) schiebt nach aussen eine mächtige, zunächst parenchymatische secundäre Rinde; die primäre Rinde, einschliesslich der Endodermis wird gleichzeitig abgestossen unter ausgiebiger, von den ausserhalb der Gänge liegenden Pericambiumzellen ausgehender Peridermbildung (§ 176) und starker Vergrösserung und Theilung der innerhalb der Gänge liegenden Pericambiumzellen. Die Gänge kommen daher nahe an die Innenseite des Periderms zu liegen, anfangs in ihrer ursprünglichen Anordnung, später, in Folge des zunehmenden Dickenwachsthums der Rinde, mehr und mehr verschoben. So stellen sie die von Trecul beschriebenen, unter dem Peridermüberzug der Umbelliferenwurzeln liegenden Canäle dar.

Das hypocotyle Glied der Keimpflanze behält die Gefässbündelstructur und Anordnung der Gänge der Wurzel annähernd bis dicht unter die Cotyledonen. Zu jedem der (je drei) in diese eintretenden Gefässbündel zweigt sich ein Gang aus dem hypocotylen Gliede ab, um im Cotyledon dicht vor dem Siebtheil des Bündels zu stehen.

Es ist, wohl auch ohne bestimmte Angaben darüber, nicht zu bezweifeln, dass in dem Cotyledonarknoten eine Verbindung besteht zwischen den bisher beschriebenen Gängen und den weiter oben im Stengel befindlichen.

Die Anordnung dieser wird nun aber in den meisten Fällen eine von der bisher betrachteten verschiedene.

In der Aussenrinde der Internodien steht in der Regel je ein Gang vor jedem oder vor jedem der stärkeren Gefässbündel (Fig. 193). Da den letzteren, zumal den stärkeren, gewöhnlich je eine Stengelkante oder ein hypodermer Collenchymstrang entspricht, so stehen

die Gänge alsdann auch, wie es Trécul angibt, vor den Collenchymsträngen. Statt eines können nach Trécul auch 2, 3 und selbst 4 Gänge vor einem breiten Collenchymstrange stehen. Je nach den Species liegen diese Gänge entweder nahe der Peripherie, dicht an oder selbst in dem Collenchymstrang; oder mehr nach innen, in dem zwischen letzterem und dem Gefässbündel befindlichen Parenchym. In dem kriechenden Stengel von Hydrocotyle vulgaris liegt, an der Innengrenze der collenchymfreien Rinde, ein Gang dicht vor jedem Gefässbündel, mit seinem Epithel direct an die Innenfläche der Endodermis (p. 41? grenzend; ähnlich scheint es sich nach Trécul's Angabe in den Zweigen von Bupleurum fruticosum zu verhalten.

Zu den oben erwähnten Gängen, welche man bündelständige nennen kann, kommen bei manchen Arten mehr oder minder zahlreiche an anderen Orten der Aussenrinde gelegene; so z. B. nach Trécul in allen Regionen dieser, von der Epidermis ab bis zur Grenze des Bündelrings bei Smyrnium Olusatrum, Aegopodium Podagraria, Sison Amomum. Trécul unterscheidet nach den angedeuteten Stellungsverhältnissen zehn Typen, die sich nöthigenfalls noch vermehren liessen.

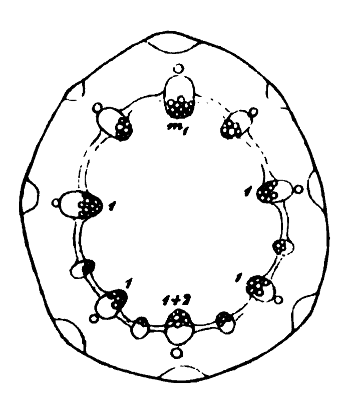


Fig. 193.

Fast alle Umbelliferen haben Oelgänge im Marke der Stengelinternodien; doch führt Trécul Bupleurum Gerardi und ranunculoides als Ausnahmen hiervon an. Auch bei Hydrocotyle vulgaris und Xanthosia rotundifolia finde ich keine markständigen Gänge. Die blühenden Zweige von Bupleurum fruticosum zeigen nach demselben Autor in den obern Internodien zahlreiche, mit den innern Rändern der Gefässbündel alternirende markständige Gänge; in den unteren Internodien nimmt die Zahl dieser successive ab, doch scheinen sie, nach der mir nicht ganz verständlichen Beschreibung, auch am Grunde des Zweiges ursprünglich vorhanden zu sein und durch nachträgliche Dehnung der umgebenden Markzellen verdrängt zu werden. An der Keimpflanze von Foeniculum officinale fehlen die markständigen Gänge der ersten Internodien oft vollständig (vgl. Fig. 193), in höheren treten erst ganz einzelne, an der erstarkten Pflanze zahlreiche auf.

Bei dauerndem Marke, z. B. im Stengel von Ferula-Arten, dem Rhizom von Imperatoria Ostruthium [1]) können die Gänge durch das ganze Mark zerstreut sein. Bei den zahlreichen Arten mit hohl werdenden Internodien sind sie auf die persistente Markperipherie beschränkt (Anthriscus vulgaris, Myrrhis, Carum Carvi, Heracleum spec.). Sind sie, was nicht entschieden, in der Mitte ursprünglich angelegt, so schwinden sie mit den sie umgebenden Markzellen. In einigen Fällen jedoch persistiren die Gänge in der Mitte hohl werdender Stengel; entweder einzeln, von einigen Lagen Markzellen umscheidet, frei in der Höhlung stehend (Smyrnium Olusatrum) oder in bleibende, von der Peripherie in die Höhle ragende Marklamellen eingebettet (Heracleum Sphondylium). —

Durch die Internodien verlaufen die beschriebenen Gänge im wesentlichen gerade longitudinal, kaum verzweigt und anastomosirend. Dagegen finden sich in und nahe bei den Knoten zahlreiche Verzweigungen, mittelst deren alle untereinander anastomosiren und sich in die der Blätter und Axillarsprosse fortsetzen. Blinde Enden sind nie beobachtet. Auch die in dem älteren Rhizom von Imperatoria beschriebenen Säcke sind nur gewaltige Erweiterungen der Gänge.

Fig. 193. Querschnitt durch ein Internodium einer jungen Pflanze von Foeniculum officinale (4). Mark von dem zum Theil bezifferten Gefässbündelring umgeben. Zwischen den Bündeln ist die sie verbindende Cambiumzone angedeutet; der kleine Kreis aussen vor den stärkern ist der Querschnitt je eines Oelgangs; in jeder der stumpfen Stengelkanten ist der Querschnitt eines Faserbündels in Form eines Kreisabschnittes angedeutet. Vgl. p. 2??

1) Vgl. Berg, Atlas z. Pharm. Waarenkunde Taf. 22. — Wigand, Pharmacognosie.

In den Blattstielen verlaufen die Gänge in ähnlicher Vertheilung wie im Stengel. Anastomosen, selbst netzförmige, finden sich an den Insertionsstellen der Abschnitte getheilter oder zusammengesetzter Blätter. Die Verzweigungen treten endlich in die Blattlamina ein. Sie begleiten hier, nach Trécul's Beobachtungen an Angelica silvestris, Opoponax, Imperatoria, Smyrnium, Ferula tingitana, Lagoecia etc., auch bei Eryngium, die Gefässbündel bis zu ihren Auszweigungen dritter und selbst vierter Ordnung, derart, dass sie sowohl an der obern, als (durchschnittlich grösser und zahlreicher) an der unteren Seite dieser durch den Nerv verlaufen; in den kleineren Nerven je einer, in stärkeren oft je mehrere; und sie sind mit ihren letzten Verzweigungen zu einem dem Bündelnetz ähnlichen Netz verbunden und in offener Communication. —

Die Saftgänge der **Araliaceen** enthalten bei den meisten untersuchten Arten Harz; Gummi, nach Trécul, bei Aralia chinensis, spinosa, Panax Lessonii, P. crassifolium u. a. m. Sie sind in dieser Familie, nach Trécul's Untersuchungen zahlreicher Arten aus den Genera Hedera, Paratropia, Cussonia und den schon genannten, ebenso allgemein verbreitet, wie bei den Umbelliferen, und der allgemeine Plan ihrer Anordnung und ihres Verlaufes in Wurzel, Stamm und Blättern sowohl, als seine mannichfachen Modificationen nach den einzelnen Arten stimmen mit denen der Umbelliferen so sehr überein, dass hier nicht ausführlich darauf einzugehen, für viele Details aber auf Trécul[1]) und N. Müller (l. c.) zu verweisen ist. In den Wurzeln von Hedera Helix und Aralia Sieboldtii fand van Tieghem die Zahl und Anordnnng der primären gefässständigen Gruppen nicht immer so streng regelmässig wie bei den Umbelliferen, und die im Siebtheil stehenden entweder an das Pericambium stossend, oder ganz in jenem eingeschlossen. Hervorgehoben seien hier noch die von Trécul beobachteten zahlreichen Anastomosen zwischen den in radialer Richtung undulirten Gängen der primären (sowohl wie der secundären) Zweigrinde von Paratropia macrophylla, und die Angabe desselben Autors, dass in der Blattlamina von Panax Lessonii und crassifolium die Gänge nur in dem Mittelnerv zu sein und den seitlichen Auszweigungen der Gefässbündel nicht zu folgen scheinen.

An gummiharzführenden Gängen besonders reich ist die Familie der **Clusiaceen**[2]) und zwar alle ihre Angehörigen mit Ausnahme der als besondere Gruppe abgetrennten Gattung Quiina.

Nach Trécul's und van Tieghem's Untersuchungen finden sich in Stamm und Wurzeln der ächten Clusiaceen drei Hauptformen der Vertheilung der Gänge. Bei der Gattung Clusia stehen sie nur im primären Parenchym, in dem Stengel auch im Marke, fehlen dagegen in den Gefässbündeln und der secundären Rinde.

Eine zweite Kategorie hat die Gänge ausser den eben bezeichneten Orten in den Siebtheilen der Gefässbündel; und zwar einen in jeder primären Siebgruppe des Wurzelstranges, in jedem primären Stengelbündel, sodann fernere im secundären Baste: Mammea americana; dieselbe Vertheilung mit Ausschluss der in den primären Bündeln des Stengels: Calophyllum Calaba.

Drittens: die Gänge fehlen im Rindenparenchym der Wurzel, sind dagegen vorhanden in dem des Stammes, in den primären Siebgruppen und dem Secundärbaste sowohl der Wurzel als des Stammes: Rheedia lateriflora, Xanthochymus pictorius. Im Marke des Stammes sind sie bei Rheedia vorhanden, bei Xanthochymus nicht.

Die Gänge verlaufen longitudinal und anastomosiren durch die ganze Pflanze mit einander: seltener in den Internodien, immer und in mannichfaltigen bei Trécul beschriebenen Einzelformen in den Knoten. Aus diesen treten Abzweigungen der Gänge in den Blattstiel und durch diesen weiter in die Lamina. Sie sind in diesen Gliedern bei den meisten Arten nur in dem Parenchym und dem wasserführenden Hypoderma gefunden. Nur bei Mammea americana nimmt eine Anzahl der in den Blattstiel tretenden Gefässbündel den im Siebtheil stehenden Gang aus dem Stamme mit; das mediane Bündel bis gegen die Blattspitze. Die Zahl der in den Blattstiel tretenden ist eine im allgemeinen hohe, nach Arten verschiedene. Trecul gibt z. B. an für Rheedia lateriflora 30, Xanthochymus pictorius etwa 40, Calophyllum

1) Des vaisseaux propres dans les Araliacées. Comptes rendus Tom. LXI, 1163 (1865).

2) Meyen, Physiol. II, 384. — Ungenannter in Bot. Ztg. 1846. — Trécul in Comptes rendus LXIII, 537 u. 613 (1866.) — van Tieghem, l. c.

Calaba 14—20, Clusia rosea über 200. — Ihre Vertheilung in dem Parenchym ist hier nach den Arten verschieden. In der Lamina endlich laufen sie ebenfalls ohne Beziehung zu den Gefässbündeln, mit diesen sogar in bestimmten Fällen sich kreuzend, hie und da verzweigt aber ohne dass Anastomosen gefunden wären. Nach der Stellung in der mächtigen Blatt-substanz lässt sich ein System innerer, mit den Gefässbündeln in dem inneren Chloro-phyllparenchym, und ein System hypodermer, wohl immer engerer Gänge unterscheiden. Details über diese Verhältnisse siehe bei Trécul, l. c. Von den untersuchten Formen hat Mammea americana allein ausser dem im Mittelnerv laufenden keinen Gang in der Lamina, dafür aber in jeder Masche des Gefässbündelnetzes eine runde, innerhalb des Parenchyms liegende harzführende Lücke.

Pittosporeen.[1]) Die Wurzel von Pittosporum Tobira zeigt ursprünglich vor jeder der Gefässplatte eine Gruppe von Oel- und Harzgängen gleicher Entstehung und Anordnung wie bei den Umbelliferen. Die Zahl der Gänge in jeder Gruppe ist allerdings kleiner und ihre Anordnung oft minder regelmässig als bei diesen: ein mittlerer vierkantiger und neben jederseits von ihm ein kleinerer dreikantiger. — Die in den Siebtheilen stehenden Gänge fehlen bei Pittosporum. — Durch den gleichen secundären Bildungsprocess wie bei den Umbelliferen werden später die Gänge nach aussen, unter das Periderm geschoben, unter bedeutender Erweiterung derselben und Vermehrung der sie begrenzenden Zellen. In dem primären Stengelgewebe liegt nur ein Gang in dem äusseren Theile der Siebportion jedes Gefässbündels, und zwar stehen diese Gänge des Stengels mit denen der Wurzel an der Grenze beider Glieder in Continuität. Die ins Blatt austretenden Bündel werden von einem Gange begleitet, welcher dieselbe Stellung, die er im Stengel hatte, beibehält und sich in der Lamina in Zweige theilt, die den Gefässbündelzweigen verschiedener Ordnungen ebenso folgen.

Dieselben hierher gehörigen Verhältnisse wie bei Pittosporum finden sich in den primären Gefässbündeln der Aeste und Blätter von Sollya heterophylla und Citriobatus multiflorus. Bursera spinosa hat dagegen, nach van Tieghem, nirgends Saftgänge.

Cacteen. Die milchsaftführenden Gänge mancher Mamillarien (vgl. p. 211, 218) durchziehen den ganzen Stamm und stehen zerstreut im Parenchym. Sie sind selten in dem inneren Marke, zahlreich dagegen in der zwischen dem Holzring und dem inneren Kreis stammeigener Bündelchen (vgl. p. 264) gelegenen Parenchymzone, in der ganzen Rinde und den Mamillen. Sie sind nach allen Richtungen verzweigt und alle Zweige unter einander in offener Communication; die in die Mamillen eintretenden laufen im Innern dieser nahe den axilen Gefässsträngen und geben zahlreiche Aeste ab, welche abermals verzweigt durch das Chlorophyllparenchym gerade gegen die Oberfläche verlaufen, viele bis zu der hypodermen einfachen Collenchymschicht.

Bei anderen Cacteen sind diese Gänge nicht gefunden. Wesentlich verschieden von ihnen sind die von Schleiden[2]) in Opuntia peruviana gefundenen. Ich habe sie bei O. robusta untersucht. Sie liegen hier dicht an der Aussengrenze des Siebtheils (nicht, wie Schleiden sagt, in diesem) der zu einem Netze verbundenen Blattspurstränge und folgen diesen in ihrem Längsverlaufe. Sie sind augenscheinlich lysigenen Ursprungs, Lücken in dem Parenchym, welche bis $^1/_2$mm weit sind und von verquollenen, theilweise noch erkennbaren Zellen und zahlreichen, dem Schleim eingebetteten Drusen von Kalkoxalat erfüllt werden.

Die untersuchten **Anacardiaceen** — Schinus Molle, Spondias cytherea, Pistacia vera, Lentiscus, Rhus aromatica, suaveolens, Cotinus, Coriaria, virens, Toxicodendron, typhina, glauca, elegans, semialata[3]), villosa sind bezüglich der Disposition ihrer Gummiharz-gemenge führenden Gänge ausgezeichnet dadurch, dass diese im Stamm und in den Blättern in dem Siebtheil der primären Gefässbündel stehen. Hierzu kommen ferner solche in dem secundären Baste des Stammes, von welchen aus bei Rhus viminalis blind endende Zweige hie und da horizontal in die Markstrahlen des Holzkörpers eindringen; endlich bei manchen Arten (Rhus Toxicodendron, typhina, glauca, elegans, viminalis, semialata, Spondias cytherea) markständige.

---

1) Müller, l. c. — van Tieghem, l. c.

2) Anatomie d. Cacteen (Mém. présentés Acad. S. Petersbg. T. IV) p. 358, Taf. VII. [?] —

3) Trécul, Des vaisseaux propres dans les Térébinthinées. Cpt. rend. Tom. LXV [?] (1867). — van Tieghem, l. c.

In der Wurzel liegt ein relativ grosser Gang mitten in jeder Siebportion des primären — meist drei- oder vierstrahligen Gefässbündels. In der secundären Bastschicht kommen später successive neue hinzu.

Der Siebtheil der primären Bündel des Stammes wird gegen die parenchymatische Aussenrinde abgegrenzt durch ein starkes Sklerenchymfaserbündel von halbringförmigem Querschnitt und die Faserbündel stehen mit ihren Rändern fast in Berührung, bilden daher einen die Aussenrinde begrenzenden Ring miteinander. Ausserhalb dieses liegt kein Harzgang, ein starker dagegen dicht innerhalb desselben im Siebtheile jedes Bündels. In der später nach innen auftretenden Secundärrinde werden dann successive neue, in den Baststrängen liegende gebildet. Die markständigen sind nach den Species verschieden zahlreich; Trécul gibt z. B. für einen Zweigquerschnitt von R. semialata 58, typhina 25, viminalis 5—12 an; die zahlreicheren vorwiegend in der Markperipherie stehend, die minder zahlreichen unregelmässig zerstreut. Von den markständigen scheint, nach successiven Querschnitten, wenigstens ein Theil im Marke blind zu endigen. Die rindenständigen Gänge sind, soweit sie dem secundären Baste angehören, auch in den Internodien durch mehr oder minder zahlreiche tangentiale Anastomosen verbunden. In den Knoten anastomosiren die corticalen sowohl untereinander, als auch durch Zweige, welche den ins Blatt austretenden Gefässbündeln folgen, mit den markständigen, von dem Anastomosenplexus gehen die Gänge in das nächste Internodium und das Blatt ab.

Die bei Rhus viminalis von Trécul beobachteten, ins Holz tretenden Zweige gehen ziemlich rechtwinklig von den rindenständigen ab und in die Markstrahlen, ohne die markständigen zu erreichen.

Die in den Blattstiel tretenden, auf dem Querschnitt dieses in Bögen geordneten, in ihrem weiteren Verlaufe sich verzweigenden Gefässbündel nehmen aus dem Stengel je einen Gang mit, welcher dieselbe Stellung hat wie in den primären Bündeln dieses. Ebenso verhalten sich die stärkeren Verzweigungen der Bündel, während den schwächeren der Gang oft fehlt. Zu diesen Gängen kommen im Blattstiel von Rhus semialata noch markständige, welche zu 1—3 an der Innenseite der stärksten Bündel liegen, im Blattstiel von Spondias cytherea ein vor dem Innenrande des Medianbündels gelegener. Aehnliche, im Detail bei Trécul nachzulesende Anordnung findet sich in den Mittelrippen der Blätter und Foliola; dieselben enthalten mehrere Gefässbündel, welche ihren Siebtheil und damit auch die Harzgänge theils der oberen, theils der unteren Blattfläche zukehren. Alle Seitenrippen enthalten nur einen, der Blattunterfläche zugekehrten Gang, den letzten Bündelverzweigungen fehlt dieser. Bei Rh. semialata und glauca sah Trécul die Gänge der Blattlamina gleich den von ihnen begleiteten Gefässbündeln netzförmig anastomosiren. —

Nach van Tieghem's Untersuchungen an Bursera gummifera und den von Marchand[1]) abgebildeten Astquerschnitten von Balsamodendron- und Protium-Arten findet sich bei diesen der **Burseraceen**-Familie angehörigen Balsambäumen ein den beschriebenen Anacardiaceen durchaus ähnlicher Bau der Rinde und dieselbe Vertheilung der Gummiharzgänge in den Wurzeln, den Stämmen und ihren Verzweigungen und den Blattstielen.

Bei den jetzt den **Simarubeen** zugezählten Genera Ailantus und Brucea[2]) stehen ähnlich wie bei manchen Rhus-Arten, longitudinal verlaufende Saftgänge in der Peripherie des Markes der Stengel; bei Ailantus glandulosa bis zu 60; in den übrigen Regionen der Stengel fehlen sie. Sie scheinen nach den vorhandenen Angaben durch die successiven Internodien zu verlaufen und in den Knoten Zweige in die Blätter abzugeben, was jedoch nicht direct gesagt ist. Jedenfalls finden sich die Gänge wieder in den Blattstielen und der Mittelrippe der Foliola, und zwar in dem markähnlich von den zu Bögen oder Ringen geordneten Gefässbündeln umgebenen oder zwischen diesen liegenden Parenchym. In den von den medianen abgehenden Seitenrippen der Foliola sind sie nicht mehr vorhanden.

1) L. Marchand, Recherches pour servir à l'histoire des Burseracées; in Baillon, Adansonia, T. VII, p. 258 pl. VIII u. T. VIII, p. 17, 74, pl. II, III.

2) Trécul, Vaisseaux propres des Térébinthacées, l. c.

Zweite Abtheilung.

Secundäre Veränderungen.

Capitel XIV.

Secundärer Dickenzuwachs der normalen dicotyledonen Stämme und Wurzeln.

I. Cambium. Allgemeine Anordnung des secundären Zuwachses.

§ 134. Bei den mit axilem Strang versehenen Dicotyledonen, bei den p. 261, sub. 2 aufgeführten anomalen, den p. 259 genannten Berberideen. Ranunculaceen, den Peperomien (p. 260) erfährt die primäre Anordnung der Gefässbündel und ihrer Umgebung des Stammes nach vollendeter Streckung keine Veränderung.

Das Gleiche gilt für eine relativ kleine Anzahl von Formen, deren Stamm einen normalen, aus normal orientirten collateralen Blattspursträngen bestehenden Bündelring besitzt: Saurureen, Ranunculus-Arten.

Bei der weitaus überwiegenden Anzahl der Dicotyledonen-Stämme dagegen folgt auf die Ausbildung der primären Gewebecomplexe die Bildung neu hinzukommender Elemente und treten in Folge hiervon secundäre Veränderungen in den erstvorhandenen, primären auf. (§ 54, p. 235.)

Dieselben gehen aus von dem Bündelring, und zwar sowohl in den typischen Fällen, wo dieser allein vorhanden ist, als auch in anderen, wo ausser ihm mark- und rindenständige Stränge vorkommen. Sie bestehen hier hauptsächlich darin, dass von einer durch den Bündelring gehenden Meristemzone, welche Cambium, Cambiumring heisst, neue Elemente in der Richtung der Stammquerdurchmesser jenem hinzugefügt werden, der Stamm also durch Hinzufügung neuer Elemente einen (secundären) Dickenzuwachs erhält welcher bei kurzlebigen Stämmen früh erlöschen kann, bei langlebenden, zumal den »Gehölzen«, zeitlebens fortdauert.

Die Zahl und Anordnung der primären Blattspurstränge und der sie trennenden primären Markstrahlen bleibt bei diesen Veränderungen entweder die ursprüngliche, oder es treten, theils in unmittelbarem Anschluss an die primäre Gewebedifferenzirung, theils später neue, durch Markstrahlen getrennte Stränge, Zwischenstränge, zwischen den ursprünglichen auf.

Abgesehen von den schon hierdurch möglichen zahlreichen Einzelmodificationen ist die Entstehung und Stellung des Cambiums und die Anordnung der von ihm producirten, den secundären Dickenzuwachs bildenden Elemente bei den weitaus meisten Stämmen von Dicotylen und Gymnospermen in den Hauptzügen die gleiche. Die darauf bezüglichen, in diesem Capitel zu behandelnden

Erscheinungen können daher als die des **normalen Dickenzuwachses**, die betreffenden Stämme als die normalen bezeichnet und den anderes Verhalten zeigenden **anomalen** (Cap. XVI) entgegengestellt werden.

Die **Entstehung** des Cambiums kommt

1) in den Fällen ohne gleichzeitige oder vorherige Zwischenstrangbildung folgendermassen zu Stande. Die radial gereihten zarten Zellen an der Innengrenze des Siebtheils (p. 338) der Blattspurstränge bleiben meristematisch, die Theilungen durch Tangentialwände dauern in ihnen in später zu besprechender Succession fort, das Gefässbündel wächst hierdurch in radialer Richtung.

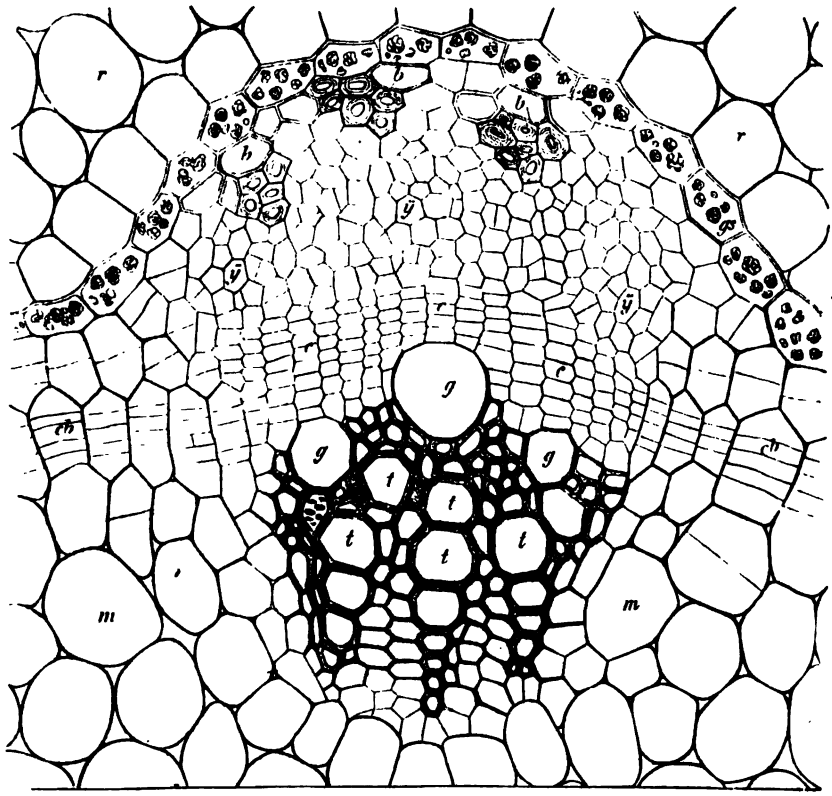


Fig. 194.

Früher oder später setzen sich die tangentialen Theilungen von den Seitenrändern der Siebtheile aus über einen diese miteinander verbindenden Streifen jedes Markstrahls fort, um in diesem Streifen eine gleichfalls meristematische Zone herzustellen. Vgl. Fig. 194. Die meristematische Ringzone, welche derart gebildet wird aus den Bündeln und den Markstrahlen angehörigen Abschnitten,

Fig. 194. Querschnitt durch das fertig gestreckte hypocotyle Glied von Ricinus communis. *t g y* Blattspurstrang. *c, cb* Cambiumzone, *cb* durch Tangentialtheilung des Markstrahlenparenchyms entstandene, interfasciculare Abschnitte derselben. Weitere Erklärung vgl. p. 34. — Aus Sachs, Lehrb. —

ist das Cambium. Sind die Blattspurbündel in einem Querschnitt ungleich stark, so beginnt die interfasciculare Ergänzung des Cambiums an den Rändern der stärksten und geht dann an die der successive schwächern über. Der beschriebene Vorgang tritt auf, ausser dem in Fig. 194 dargestellten Beispiel, bei den untersuchten Menispermeen, Casuarinen, Begonien, bei Berberis, Mahonia[1], bei Aristolochia Sipho und Verwandten, Atragene, den holzigen Piperaceen. Auch Cucurbita ist hier zu nennen, insofern sich die beiden concentrischen Bündelringe ihres Stengels (p. 259) in der in Rede stehenden Beziehung wie ein einziger wechselnd ein- und ausgebuchteter Ring verhalten.

Bei Cucurbita, auch bei Aristolochia Sipho, Atragene ist das beschriebene Verhalten am deutlichsten, weil es besonders langsam fortschreitet. Zumal bei ersterer Pflanze schreitet das Dickenwachsthum durch meristematische Neubildung erst in den Gefässbündeln allein fort, die Zellen der parenchymatischen Markstrahlen folgen ihm lange nur durch radiale Streckung; erst relativ spät beginnt dann in ihnen die tangentiale Theilung in der beschriebenen Folge.

2) Wohl in der Mehrzahl der Fälle geht dem Auftreten des Cambiums die Bildung von stammeigenen Zwischensträngen unmittelbar voraus, und zwar

a) in dem breiten Markstrahl zwischen zwei Blattspurbündeln treten distincte collaterale Gefässbündel auf, von den Blattspuren wiederum durch distincte Markstrahlen getrennt. Die Entstehung des Cambiums geht dann von beiderlei Bündeln in derselben Form aus wie bei 1). Sehr übersichtlich findet dieser Vorgang statt in den Internodien von Clematis Vitalba. Wenn die Ausbildung der 6 Blattspurbündel (p. 255) begonnen hat, tritt mitten zwischen je zweien in der gewöhnlichen Weise (p. 404) ein Zwischenbündel auf. Die somit vorhandenen 12 Bündel des Ringes sind durch eben so viele, etwa 10 Zellen breite Radialstreifen von einander getrennt. Die Zellen letzterer nehmen nun parenchymatische Eigenschaften an, während die 12 Gefässbündel in radialer Richtung ihre Elemente vermehren und ausbilden; endlich erfolgt, vom Rande der 6 Blattspurbündel beginnend, der Abschluss des Cambiumrings mittelst Tangentialtheilung einer interfascicularen Zellschicht. Der Länge nach verläuft jedes Zwischenbündel durch das ganze Internodium und setzt sich nur in den Knoten, mit seinen Enden an die Spurstränge an. Ein weiterer hierher gehöriger, durch das sehr frühe Auftreten der Zwischenstränge ausgezeichneter Fall wird durch die p. 271 besprochenen flügelkantigen Rhipsalideen dargestellt.

In wieweit derselbe Vorgang anderwärts in Internodien stattfindet, ist zur Zeit nicht sicher bekannt; die oben, p. 258 angeführten »Ergänzungsbündel« von Ephedra campylopoda dürften zu demselben gehören. In sehr weiter Verbreitung, auch unter den der Kategorie 1) angehörigen Formen, tritt er jedenfalls in den Knoten auf, zur Bildung der hier überall frühzeitig erscheinenden schrägen oder netzförmigen Verbindungen der Spurstränge. (Vgl. § 61.)

b) Zwischen je zwei Blattspursträngen treten sehr schmale, nur aus einer oder wenigen Radialreihen von Elementen gebildete, und von jenen wie von einander durch ebenso schmale ungleichnamige Radialstreifen (Parenchym) ge-

---

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 373.

trennte collaterale und normal orientirte Zwischenbündelchen auf. Ihr Längsverlauf ist derart undulirt, dass sie innerhalb des Internodiums in kurzen Höhenabständen abwechselnd seitliche Vereinigung und Trennung zeigen, sowohl mit einander als mit den Blattspursträngen, daher ein Netz bilden mit senkrecht gestreckten, schmalen Maschen, welche von den Parenchymstreifen ausgefüllt werden. Der ganze Process beginnt an den seitlichen Rändern der Blattspurstränge und setzt sich von diesen aus über die interfascicularen Abschnitte des ursprünglichen Ringes fort. Man kann daher sagen, dass die Blattspurstränge durch successive Verbreiterung an ihren Seitenrändern zum geschlossenen Ringe zusammenfliessen, welcher nur von den schmalen radialen Parenchymstreifen durchsetzt wird und in welchem die primären Blattspurstränge nur mehr durch ihr tieferes Einspringen ins Mark (und die specielle Structur dieses einspringenden Theils) ausgezeichnet bleiben. In den exquisiten Fällen kann der ganze so gebildete Körper geradezu ein collaterales, im Querschnitt ringförmiges Gefässbündel genannt werden. Die Entstehung und Orientirung der Cambiumzone ist in den in Rede stehenden Fällen wesentlich die gleiche, wie in den früher aufgeführten.

Am deutlichsten tritt dieses Zusammenfliessen der Blattspuranlagen zum Ringe bei solchen Internodien auf, welche nur wenige Spurstränge von einfachem Verlaufe enthalten. Im Internodium von Evonymus latifolius [1]) erscheinen zuerst, an zwei diametral entgegengesetzten Punkten, zwischen Mark und Aussenrinde die Anlagen der einsträngigen Spuren des zugehörigen Blattpaares; dann mitten zwischen den ersten die Spuren des nächsthöheren Paares. Von den Seitenrändern dieser vier Stränge, nach deren Entstehungsfolge, gehen dann rasch folgende Theilungen durch die interfascicularen Streifen, um die kleinzellige Anlage des geschlossenen Bündelrings zu bilden; und in dieser findet endlich die Bildung der definitiven Gewebe statt, beginnend mit neuen Theilungen und consecutiver Differenzirung in den ersten Ausgangspunkten der Ringbildung und in derselben Richtung wie diese zum Abschluss fortschreitend. Der ganze Ring, auch die ursprünglichen Blattspuranlagen, besteht schliesslich, zumal im Gefässtheil, aus abwechselnden Radialstreifen von Bündeln und ungleichnamigen Elementen, welche den angegebenen Längsverlauf zeigen. Ganz ähnlich verhält sich Fraxinus [2]), ferner schliessen sich hier wohl die meisten mit sehr regelmässig radial geordnetem Holzring versehenen Rubiaceen, Asclepiadeen, Apocyneen u. s. w. an. Vgl. §§ 61, 63.

Weniger übersichtlich ist die Bildung des geschlossenen Rings bei den mit zahlreichen und von Anfang an durch sehr schmale Interfascicularstreifen getrennten Blattspurbündeln versehenen Internodien, z. B. Acer, Sambucus [3]) u. s. f.; jedoch ist das Resultat wesentlich das gleiche. In wie weit der Schluss des Ringes von den zusammenfliessenden Rändern der Blattspurbündel allein ausgeht oder auch von kleinen, nach Art von Clematis entstehenden Zwischenbündeln, bleibt für die Einzelfälle zu untersuchen.

c) Die Verschmelzung der Gefässbündel zum zusammenhängenden Ring kann noch weiter gehen, indem nicht wechselnd ungleiche Radialstreifen

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 360.

2) Vgl. Nägeli, Beitr. 1, p. 95.

3) Vgl. Nägeli, l. c. —

zwischen den ursprünglichen Bündeln auftreten, sondern das ganze diese Zonen bildende Gewebe Gefässbündelbau erhält — wenn dieser Ausdruck der Kürze wegen erlaubt ist; d. h. aus Gefässbündelelementen ähnlicher Structur und Anordnung, wie der später entwickelte Theil und der secundäre Zuwachs der Spurstränge besteht. Die unten folgenden Beschreibungen werden dies näher erläutern. Bildung und Orientirung der Cambiumzone sind wiederum die gleichen wie in den anderen Fällen. Hartig[1]) und Sanio geben dieses Verhalten an für Ephedra monostachya, Cheiranthus Cheiri und Mühlenbeckia complexa, Hieracium, Pyrethrum, Galium, Plantagineen und andere sogleich zu nennende Pflanzen. Ich finde es bei Cobaea, Crassulaceen[2]) (Sedum spec., Sempervivum arboreum, Echeveria pubescens), Caryophylleen[2]) (Dianthus plumarius, Silene italica), Rumex lunaria, Campanula Vidalii, Lobelia syphilitica, Xanthosia rotundifolia, Centradenia grandifolia. Viele andere Melastomaceen, nach Chatin's[3]) Darstellung auch Rhinanthaceen, scheinen sich ebenso zu verhalten, jedoch ist hier nach einer und der anderen Species ein sicherer Schluss selbst auf nächstverwandte nicht zulässig, da z. B. Rumex alismifolius im Gegensatz zu dem erwähnten R. lunaria den unter b) genannten Bau besitzt. Vgl. auch unten, § 147.

§ 135. Nach der herkömmlichen Terminologie wird in dem Stamme des Dicotylentypus der auf der Innenseite der Cambiumzone gelegene, die gesammten Gefässtheile in sich begreifende Theil des Ringes Holz, Holzkörper (Xylem, Nägeli) genannt, alles, was ausserhalb der Cambiumzone liegt, die Rinde (Cortex). Letztere theilt sich ein in die nach innen vom Cambium begrenzte, sämmtliche Siebtheile des Rings enthaltende und durch sie charakterisirte innere oder Bastzone, Bast, Liber[4]) (Phloem) und die ausserhalb dieser befindliche Aussenrinde,[5]) Duhamel's[6]) Enveloppe cellulaire. In dem Holzkörper bilden die Gefässbündelelemente Stränge von der beschriebenen Anordnung, Holzstränge; der Bastkörper zeigt ebensolche, in ihrer Anordnung den Holzsträngen entsprechende Baststränge; oder, wenn man will, Xylem-, Phloem-Stränge. Die aus ungleichnamigem Gewebe — in weitaus den meisten Fällen aus Parenchym — gebildeten, im Querschnitt radialen Streifen zwischen den Strängen heissen Markstrahlen. Jeder derselben besteht aus einem dem Holzkörper angehörigen Abschnitt, Holzmarkstrahl (Markstrahl katexochen, Nägeli), und einem in der Bastzone liegenden (Rindenmarkstrahl, Rindenstrahl Nägeli). Die bei der Anlegung des Holzrings gebildeten Markstrahlen gehen vom Marke zur Aussenrinde durch. Sie sind hiernach grosse Markstrahlen genannt worden im Gegensatz zu später entstehenden, das Mark nicht erreichenden, also in dieser Beziehung kleineren. Nach ihrer Entstehung im ersten Anfang des Holzrings haben sie auch den Namen der ursprünglichen, primären, erhalten.

Die genetischen Beziehungen, auf welche letztere Bezeichnung hinweist,

---

1) Bot. Ztg. 1859, p. 94.

2) Regnault, Ann. sc. nat. 4. Sér. T. XIV, p. 87. — Hartig, l. c.

3) Anat. comparée, p. 221.

4) »Liber, seu interior corticis amictus, ligno contiguus«, fibris reticulatis .... compositus. Malpighi, Anat. Plant. Cap. I.

5) Vgl. oben, p. 246.

6) Physique des arbres I, p. 15.

sind jedoch für die anatomisch gleichen grossen Markstrahlen nicht überall gleich, wie aus dem Obigen hervorgeht. In dem sub 1) bezeichneten Falle sind sie mit den ursprünglichen identisch, also der Ausdruck primäre Markstrahlen dem strengen Wortsinne nach zutreffend. Bei dem unter 2) a) und b) beschriebenen Verhalten sind dagegen die grossen Markstrahlen aus den ursprünglichen secundär entstanden, primäre Strahlen im Sinne des ersten Falles nach Schluss des Holzrings überhaupt nicht mehr vorhanden. Die unter 2, c) erwähnten Pflanzen haben nach dem oben Gesagten weder grosse noch primäre Markstrahlen, die im Holze von Ephedra später auftretenden sind sämmtlich kleine, das Mark nicht erreichende.

Die Cambiumzone endlich gliedert sich, je nachdem sie an Markstrahl oder Holz- resp. Baststrang grenzt, in Strang- und Markstrahl-, fasciculare und interfasciculare Abschnitte.

Sanio's von der vorstehenden abweichende Terminologie, deren Anwendbarkeit schwer überwindbare Schwierigkeiten entgegenstehen dürften, vgl. Bot. Ztg. 1863, p. 372.

In der Cambiumzone dauert — mit winterlichen Pausen — das Wachsthum nach den Richtungen des Stammquerschnittes an; dem Wachsthum folgen entsprechende Zelltheilungen; von den Theilungsproducten werden die an Holz und Bast angrenzenden diesen jeweils als definitive Gewebe hinzugefügt, eine zwischen beiden liegende Zone aber bleibt meristematisch und von ihr aus wiederholt sich der Neubildungsprocess.

Die durch denselben dem Holze und Baste zutretenden Gewebemassen sind das secundäre Holz und der secundäre Bast.

Die Gliederung beider bleibt bei dem normalen Dicotylentypus in dem ganzen Zuwachs wesentlich die gleiche, oder doch eine durchaus ähnliche wie die des Bündelrings unmittelbar nach der ersten Bildung der Cambiumzone und der Zwischenstränge. Auf der Holzseite werden den vorhandenen Markstrahlen in ihrer ursprünglichen Richtung fortwährend neue, den ersten gleichnamige Elemente hinzugefügt, derart dass dieselben, nach absolutem Maass und Zellenzahl, entweder überall die gleiche Höhe und Breite behalten, oder mit ihrer Vergrösserung in radialer Richtung allmählich und meist relativ wenig an Breite zunehmen; letzteres zumal bei breiten vielschichtigen Markstrahlen, wie im Stamme von Quercus, Casuarina, Clematis, Atragene u. s. f. Der gesammte Holzkörper bleibt hierdurch eingetheilt in eben so viele Hauptstränge oder Hauptabschnitte, als bei Abschluss des Ringes Stränge zwischen den grossen Markstrahlen vorhanden waren, und diese Stränge werden nach aussen successive breiter, im Querschnitt keilförmig. Sie bestehen einestheils wiederum aus ihren ursprünglichen gleichnamigen Elementen, deren specielle successive eintretende Verschiedenheiten unten dargestellt werden sollen; anderntheils treten in ihnen radial gestellte, den grossen Markstrahlen in Bau und Richtung im wesentlichen gleiche Platten ungleichnamigen Gewebes auf: nicht bis zum Marke reichende kleine, kurze, secundäre Markstrahlen, welche den Hauptabschnitt oder -Strang in Theilabschnitte zerlegen. In jeder successiven Zuwachszone treten neue kleine Markstrahlen auf, jeder von diesen aber wächst, einmal angelegt, in radialer Richtung fort gleich den ersten Markstrahlen. Jeder Hauptholzabschnitt wird daher durch Markstrahlen

zerklüftet, welche nach aussen zu successive zahlreicher werden und successive weniger tief markwärts einspringen.

Auf der Rindenseite finden durchaus ähnliche Verhältnisse wie im Holze statt: die Bastzone bleibt durch die an der Cambiumgrenze gleichnamig fortgebildeten und hier jeweils dieselbe Breite wie im Holze zeigenden grossen Markstrahlen in Hauptabschnitte getheilt, jeder dieser durch secundäre, successive kleinere Markstrahlen, welche die Verlängerung solcher des Holzes sind, in Theilabschnitte. Die gleichnamigen Strahlen und Abschnitte des Holzes und Bastes passen an der Cambiumgrenze aufeinander, die successive jüngeren, im Holze weniger tief markwärts eindringenden Strahlen dringen im Baste weniger weit nach aussen vor; die keilförmige Verbreiterung der Strangabschnitte im Querschnitt ist selbstverständlich beim Baste in umgekehrtem Sinne gerichtet wie beim Holze.

Kleine, noch innerhalb des normalen Typus zu stellende Abweichungen von dieser Gliederung kommen hie und da vor. Als solche sind zu bezeichnen

a) Hartig's[1]) aussetzende Markstrahlen. Bei Fagus und bei exotischen Gehölzen laufen im Holze einzelne Markstrahlen nicht bis zur Cambiumgrenze, sondern endigen aussen innerhalb des Holzstranges. Es ist jedoch noch zu untersuchen, ob diese in Querschnitten durch wenig hohe Markstrahlen hervortretende Erscheinung immer in einem wirklichen Aufhören des Strahls und einer Bildung von Strangelementen an seiner Aussengrenze ihren Grund hat, und nicht vielleicht in einer verticalen Auf- oder Abwärtskrümmung desselben in Folge welcher seine radiale Fortsetzung nach aussen in eine andere Querschnittsfläche zu liegen kommt, als die durch das Messer getroffene, in welcher der innere Abschnitt liegt.

b) die unten zu beschreibenden, manchen Hölzern eigenen Markflecke.

c) das Auftreten aus dem Cambium entstehender nachträglicher Zwischenbündel innerhalb älterer Markstrahlen. In den Internodien von Atragene alpina kommt diese Erscheinung in einer Form vor, welche sich ganz an die normalen Vorgänge, zumal bei den verwandten Clematis-Arten anschliesst. Die jährigen Internodien der untersuchten Exemplare zeigten sämmtlich nur die 6 wie bei Clematis (p. 255) verlaufenden Blattspurstränge, durch 6 grosse Markstrahlen getrennt und gleich diesen durch eine ringsumgebende Cambiumzone mit secundärem Zuwachs versehen. Aelteren, mindestens zweijährigen Internodien verbleibt dieser Bau (unter fortdauerndem Secundärzuwachs) dauernd, sie entsprechen also dem oben sub 1) angegebenen Typus. Bei anderen dagegen treten in oder nach dem zweiten Jahre Zwischenbündel auf, und zwar in dem regelmässigsten Falle eines jederseits von jedem medianen Spurstrang, so dass die Gesammtzahl der Stränge jetzt 10 beträgt. In manchen Fällen fehlen von den 4 Zwischenbündeln 1, 2, oder 3, die Gesammtstrangzahl ist also 9, 8, 7. Der Längsverlauf der Zwischenbündel ist der für Clematis angegebene; nur einmal fanden sich in einem kurzen Internodium zwischen zwei Spursträngen deren 2, kleine, welche in ihrem undulirten Längsverlauf unregelmässig mit einander anastomosirten. Bau und späterer Dickenzuwachs der Zwischenbündel ist dem der 6 Spurbündel gleich.

---

1) Bot. Ztg. 1859, p. 94.

Clematis Vitalba zeigt manchmal eine ähnliche Erscheinung, indem in den 12 grossen Markstrahlen oder in einzelnen derselben nachträglich undulirt verlaufende Zwischenbündelchen auftreten[1]. Doch scheint der Vorgang hier selen zu sein, ich konnte ihn an meinem Material, selbst zolldicken Stämmen, nicht inden. Constant, wie es scheint, und daher die betreffenden Stämme streng genommen schon vom normalen Dicotylentypus entfernend, tritt die Bildung achträglicher Zwischenstränge, in den breiten Markstrahlen des Holzes der 'asuarinen auf.[2] Der innere, älteste Theil derselben geht ohne Unterbrechung enkrecht durch das ganze Internodium. Weiter nach aussen treten nach inigen Jahren erst sehr kleine, mit fortschreitendem Zuwachs aber immer tärker werdende Zwischenstränge auf, welche in unregelmässig undulirtem 'erlauf vielfach miteinander und den angrenzenden Hauptsträngen anastomoiren. Im älteren Holze, schon an zolldicken Aesten, wird der dem ursprüngichen Markstrahl entsprechende Raum durch ein spitzmaschiges unregelässiges Netz kleiner Stränge getheilt. Menispermum canadense zeigt die leiche Erscheinung in minder auffallendem Grade. In wie weit den nachräglichen Holzsträngen auch eben solche Baststrängc entsprechen, bleibt noch u untersuchen.

§ 136. Der einmal angelegte Cambiumring nimmt, unter successiver eciproker Holz- und Bastdifferenzirung fortwährend an Dicke und Umfang zu. as Wachsthum der Querdurchmesser seiner einzelnen Zellen erfolgt, wenn ieselben auch in vielen Fällen innerhalb bestimmter Grenzen Zunahme zeigen, och in weit geringerem Verhältniss als das Gesammtwachsthum; vielmehr ndet eine stete Vermehrung der Zellenzahl durch Theilung der vorhandenen att. Gesammtwachsthum, Theilungen, holz- und bastwärts gehende Differenrung der Theilungsproducte erfolgen während der Perioden lebhafter Vegetion; sie stehen still während der (winterlichen) Ruheperioden. Der Gang er successiven Theilungen und Differenzirungen lässt sich selbstverständlich ınächst nur durch Untersuchung während der Vegetationsperiode, zumal am nfang derselben feststellen. Zur Prüfung und Bestätigung des dabei gewonenen Resultats ist eine Vergleichung des winterlichen Ruhezustandes nützlich.

Um den allgemeinen Gang der Theilungen darzustellen, sei zunächst der uerschnitt allein betrachtet und angenommen, dass die Cambiumschicht sammt en nächstangrenzenden jüngsten Holz- und Bastlagen aus durchweg gleichtigen in radiale Reihen geordneten Zellen besteht, was für die Holzstränge emlich genau zutrifft.

Sanio[3] hat zuerst an Pinus silvestris folgende Regel festgestellt, s. Fig. 195. lle Zellentheilung geht aus von einer einzigen auf dem Querschnitt einreihigen, ngförmigen, meristematischen Zellschicht, welche die Initialschicht heissen öge. Jede (Initial-) Zelle dieser theilt sich durch eine tangentiale Längsand in zwei Tochterzellen, von welchen die eine wiederum Initiale wird, die ıdere Gewebemutterzelle; und zwar gilt letzteres entweder von der inren der zwei Tochterzellen, sie geht zum Holze, oder von der äusseren, sie

1) Vgl. Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 127.
2) Göppert, Linnaea XV (1841), p. 747, Taf. IV, Fig. 7. — Sanio, l. c.
3) Pringsheim's Jahrb. Bd. IX.

geht zum Baste über. In dem ganz regulären Falle von Pinus silvestris theilt sich dann jede Gewebemutterzelle einmal durch eine tangentiale Wand und ihre beiden Theilungsproducte werden direct zu Gewebeelementen. Von letzterer Regel lassen sich aber schon hier bei P. silvestris Abweichungen nachweisen: von den ersten Theilungsproducten der Gewebemutterzelle theilt sich vor dem Uebergang in definitive Gewebeelemente eine noch einmal — beim Holze stets die äussere, beim Baste meist die innere, seltener die äussere: oder jede theilt sich noch einmal. Im ersteren Falle gehen also aus einer Gewebemutterzelle 3, im letzteren 4 Gewebeelemente hervor.

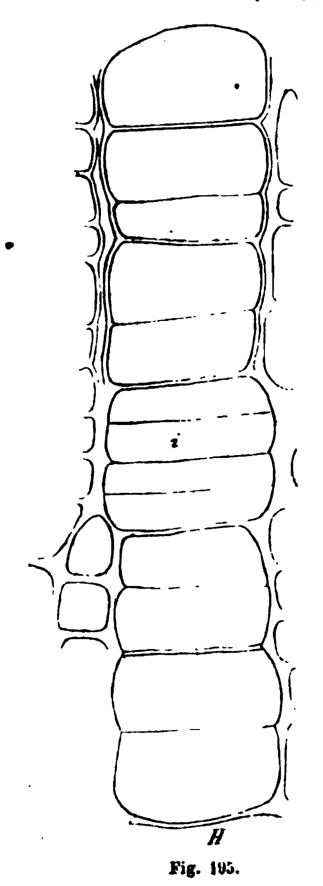


Fig. 195.

Die Untersuchung guter Querschnitte durch die active und die ruhende Cambiumzone der verschiedensten Laub- und Nadelhölzer bestätigt das von Sanio bei Pinus silvestris erhaltene Hauptresultat für die Holzstränge (vgl. Fig. 196, 197). In jeder Radialreihe eine sich tangential theilende Initiale aus deren Theilung jedesmal eine neue Initiale und eine Gewebemutterzelle hervorgehen; aus weiterer 1—2maliger Theilung dieser dann die definitiven Gewebeelemente. Schon nach der Erfahrung an Pinus silvestris sind bezüglich der Theilungen durch welche letztere erzeugt werden, mannichfache Einzeldifferenzen zu erwarten, wenn über diesen schwierigen Gegenstand einmal ausgedehntere Detailuntersuchungen angestellt werden.

In den meisten untersuchten Fällen finden in den Gewebemutterzellen die Längstheilungen in keiner anderen als der tangentialen Richtung statt. Die Gewebeelemente sind daher ursprünglich immer in radiale Reihen geordnet und Abweichungen hiervon Folge späterer Verschiebung. Ausnahmen hiervon kommen jedoch vor in dem Baste mancher Pflanzen bei Anlegung der Siebröhren, indem die Mutterzelle eines Gliedes dieser durch eine oder mehr als eine excentrische, weder radial noch tangential gerichtete Wand in ein Siebröhrenglied und Cambiformzellen getheilt wird; vgl. p. 337. So wohl bei allen den zahlreichen Fällen unregelmässiger Gruppirung der Siebröhren: es ist jedoch unentschieden, in wie weit hier Verschiebungen in Folge nachträglichen Längenwachsthums der Elemente vorkommen, wodurch dasselbe Resultat in der Anordnung dieser erreicht werden könnte.

Schon die angegebenen Variationen in der Abgliederung und Theilung der

Fig. 195. Pinus silvestris. Cambiumzone, Querschnitt durch eine Radialreihe, nach Sanio (650). *H* Holzseite. *i* (vermuthliche) Cambium-Initiale. Von *i* gegen *H* Holzzwillinge, von *i* bastwärts Bastzwillinge; die an *i* bastwärts grenzende Zelle ist noch ungetheilte Gewebemutterzelle für den Bast, wenn die vorangestellte Deutung von *i* richtig; anderenfalls ist sie die Initiale und *i* noch ungetheilte Gewebemutterzelle für das Holz.

;ewebemutterzellen zeigen, dass die Initialen eines Cambiumrings mit ihren adialen Seitenflächen nicht immer genau auf einander passen, und dass auch lie gleichwerthigen Producte ihrer Theilungen in sämmtlichen Radialreihen niteinander nicht glatte, sondern vielfach gebrochene Ringzonen bilden. Vgl. 'ig. 196 und Sanio, l. c. Taf. 5—8. Hierzu kommt, dass, wie schon flüchtige letrachtung lehrt, der Zuwachs auf der Holzseite fast immer bei weitem ausiebiger als auf der Bastseite ist.

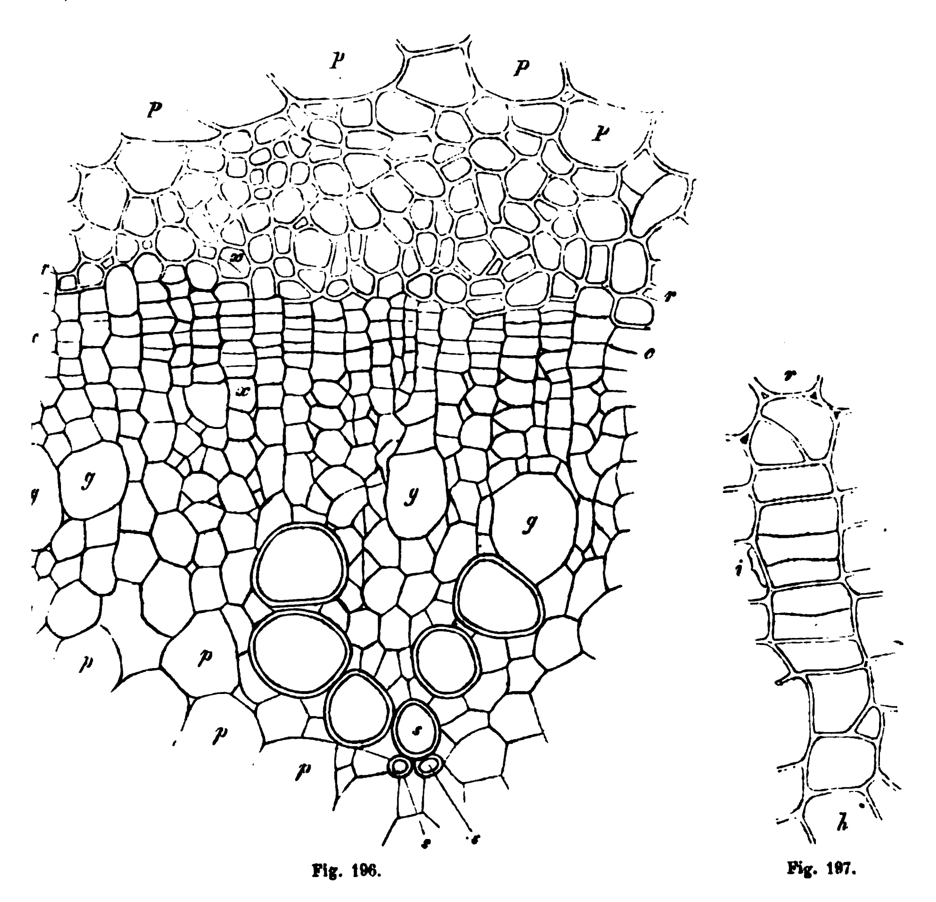


Fig. 196. Fig. 197.

Die successive entstehenden Holz- und Bastelemente sowohl wie die Zellen r Initialschicht nehmen zwar mit fortschreitendem Dickenwachsthum in benmten Fällen eine Zeit lang an Grösse zu, wie unten näher besprochen wern wird; doch tritt von einem bestimmten Zeitpunkt an eine constante Durch-

Fig. 196. Sambucus nigra. Junges Internodium. Querschnitt. (220). *P*, *P* Grenze des renchyms der Aussenrinde. Zwischen *P*—*P* und *r*—*r* primäre Bastzone (Siebtheil), *c* Camılzone. *g*, *g* in Bildung begriffene (Tüpfel-)Gefässe. *p*—*p* Markparenchym. Die doppelt ntourirten Querschnitte bei und nach oben von *s* Spiralgefässe eines Blattspurbündels.

Fig. 197. Die Radialreihe *x*—*x* aus der Cambiumschicht von Fig. 196, (600) *i* scheint eben getheilte Cambiuminitiale zu sein. *h* Holzseite, *r* Rindenseite.

schnittsgrösse für alle später hinzukommenden Elemente ein und in anderen Fällen bleibt die durchschnittliche Grösse von Anfang an nahezu gleich.

Es muss daher mit dem fortschreitenden Dickenwachsthum die Zahl der Elemente in den tangentialen Zonen, also die Zahl der Radialreihen, fortdauernd vermehrt werden und dieses geschieht durch radiale Theilung der Initialzelle in zwei gleichwerthige Tochterzellen, welche dann in der beschriebenen Weise als Initialen fungiren. Eine einfache theoretische Betrachtung[1]) zeigt, unter der Voraussetzung, dass der Holzcylinder innerhalb des Cambiums keine Erweiterung mehr erfährt, und dass alle successive entstehenden secundären Elemente gleich gross sind, dass, damit sich eine jede Radialreihe einmal in zwei spalte, in radialer Richtung eben so viele neue Elemente gebildet werden müssen, als bereits auf dem Radius des Cambiumrings Platz haben. »Eine gleichgrosse Zunahme in radialer und tangentialer Richtung, so dass auf jede innere Zelle zwei äussere kämen, fände nur dann statt, wenn der Zelldurchmesser gleich dem Radius wäre« (also nur in der innersten Zellschicht eines marklos gedachten Stammes). »Wenn der Radius des Cambiumringes die Länge von 50 oder 100 oder 1000 Holzzellen hat, so müssen die radialen Reihen sich um 50 oder 100 oder 1000 Zellen verlängern, damit sie sich einmal verdoppeln.« Die erste der obigen Voraussetzungen trifft für die Holzgrenze der Cambiumzone genau zu; die zweite nur für bestimmte Fälle. In den anderen, bei welchen eine successive Grössenzunahme der secundären Elemente stattfindet, steht das Verhältniss für die Vermehrung der Radialreihen noch ungünstiger. Thatsächlich müssen nach diesen Betrachtungen die radialen Theilungen in der Initialschicht im Vergleich zu den tangentialen selten erfolgen; und zwar sieht man sie während des successiven Zuwachses hie und da in einzelnen Zellen auftreten ohne nachweisbare Folgeordnung.

In den Markstrahlen findet im allgemeinen wesentlich der gleiche Gang des Zuwachses und der Theilungen statt; doch dürfte derselbe wenigstens für den unten zu beschreibenden, vorherrschend häufigen Fall radial gestreckter parenchymatischer Markstrahlelemente bezüglich der Theilungen einfacher sein, die Zellen dem Zuwachs der Holzstränge länger durch radiale Streckung folgen, die Theilungen seltener als in den Strängen geschehen und einerseits eine neue Initiale, andererseits direct, ohne vorherige weitere Theilungen eine neue Gewebezelle hervorbringen.

Zu den vorstehend allein berücksichtigten Theilungen durch senkrechte Längswände kommen bei der Bildung des secundären Parenchyms Quertheilungen, bei der Anlegung kleiner Markstrahlen wohl auch schräge hinzu. Von diesen kann erst unten, nach Darstellung der Gestaltverhältnisse der Cambiumzellen die Rede sein.

Will man mit dem Namen Cambium eine von Holz und Bast streng unterschiedene Zone bezeichnen, so besteht diese, dem Gesagten zufolge, aus zwei resp. drei differenten Zellschichten, nämlich 1) der einfachen Initialschicht und 2) den Gewebemutterzellen, und zwar a) denen der Holzseite, b) denen der Bastseite. Die eventuellen Modificationen an den Markstrahlen brauchen hier nicht wiederholt zu werden. An die beiden Mutterzellschichten grenzen

1) Nägeli, Dickenwachsthum des Stengels etc. bei den Sapindaceen, p. 15.

dann die Theilungsproducte dieser an, welche schon zum Holze resp. zum Baste gehören. Da die definitive Gestaltung dieser einige Zeit erfordert, und sie im ersten Anfang ihren Mutterzellen gleich sein müssen, so ist ihre scharfe Unterscheidung von der Cambiumzone, selbst im Zustand der Winterruhe, practisch meist sehr schwierig, sie werden daher in den Beschreibungen gewöhnlich unter der Bezeichnung Cambium mitbegriffen. Man kann sie als Jungholz und Jungbast von dem eigentlichen Cambium unterscheiden, für den Fall aber, wo diese Unterscheidung nicht getroffen oder gleichgültig, dagegen eine Unterscheidung des fertigen Holzes und Bastes von der Gesammtheit der soeben besprochenen Zonen erwünscht ist, diese letzteren unter dem Collectivnamen Jung-Zuwachszone, Jungzuwachs zusammenfassen, — das Wort Jungzuwachs im Gegensatz zu dem ausgebildeten, aus Holz und Bast bestehenden Zuwachs verstanden.

Der Bau des Cambiums und des Jungholzes und -Bastes ist, was die Anordnung der Zellen im Querschnitt betrifft, in Vorstehendem angegeben.

Die Gestalt der Zellen ist in jedem Abschnitt der Cambiumzone der durchschnittlichen Gestalt der Elemente des in radialer Richtung angrenzenden fertigen Holz- und Bastabschnitts gleich oder ähnlich (Fig. 198, 199). An parenchymatische Markstrahlen grenzen Cambiumabschnitte von einer diesen nahezu gleichen Zellenform, nur mit durchschnittlich kleinerem relativem radialem Durchmesser, an die Holzstränge und die seltenen aus Faserzellen aufgebauten Markstrahlen Cambiumzellen von der Form längsgestreckter Faserzellen. Genauer betrachtet ist die Gestalt dieser gestreckten Cambiumzellen in allen bekannten Fällen in hohem Grade gleichförmig. Sie wurde zuerst wohl von A. Braun [1]), wenn auch nur andeutungsweise richtig erkannt, neuestens von Velten [2]) ausführlich beschrieben, und ist die eines rechteckigen Prismas, dessen radialer Querdurchmesser kleiner (durchschnittlich etwa halb so gross) als der tangentiale ist, und dessen Enden durch gegen die Radialfläche gerichtete Neigung der radialen Seitenwände in eine radial und annähernd horizontal stehende Kante zugeschärft sind. Die Neigung der Seitenwände ist meist nur einseitig und alsdann abwechselnd nach rechts und links gerichtet, seltener (z. B. Caragena arborescens, Cytisus Laburnum) beide Radialflächen dachartig gegeneinander geneigt. Die Steilheit der Neigung wechselt theils individuell,

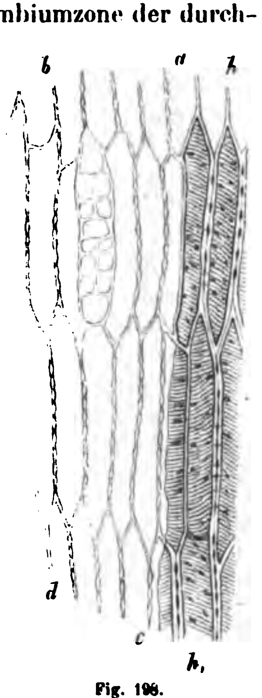


Fig. 198.

Fig. 198. Cytisus Laburnum, dreijähriger Ast, während der Winterruhe (März). Tangentialschnitt (145). *a c b d* die an das Herbstholz *h* des vorigen Jahres grenzende Zuwachs- und Cambiumzone, oben einen Markstrahl enthaltend.

1) Monatsber. d. Berliner Acad. 7. Aug. 1854, p. 50 d. Sep. Abdr. Anmerkg.

2) Bot. Ztg. 1875, p. 811. — Vgl. auch Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 108. — N. Müller, Bot. Unters. Heft IV.

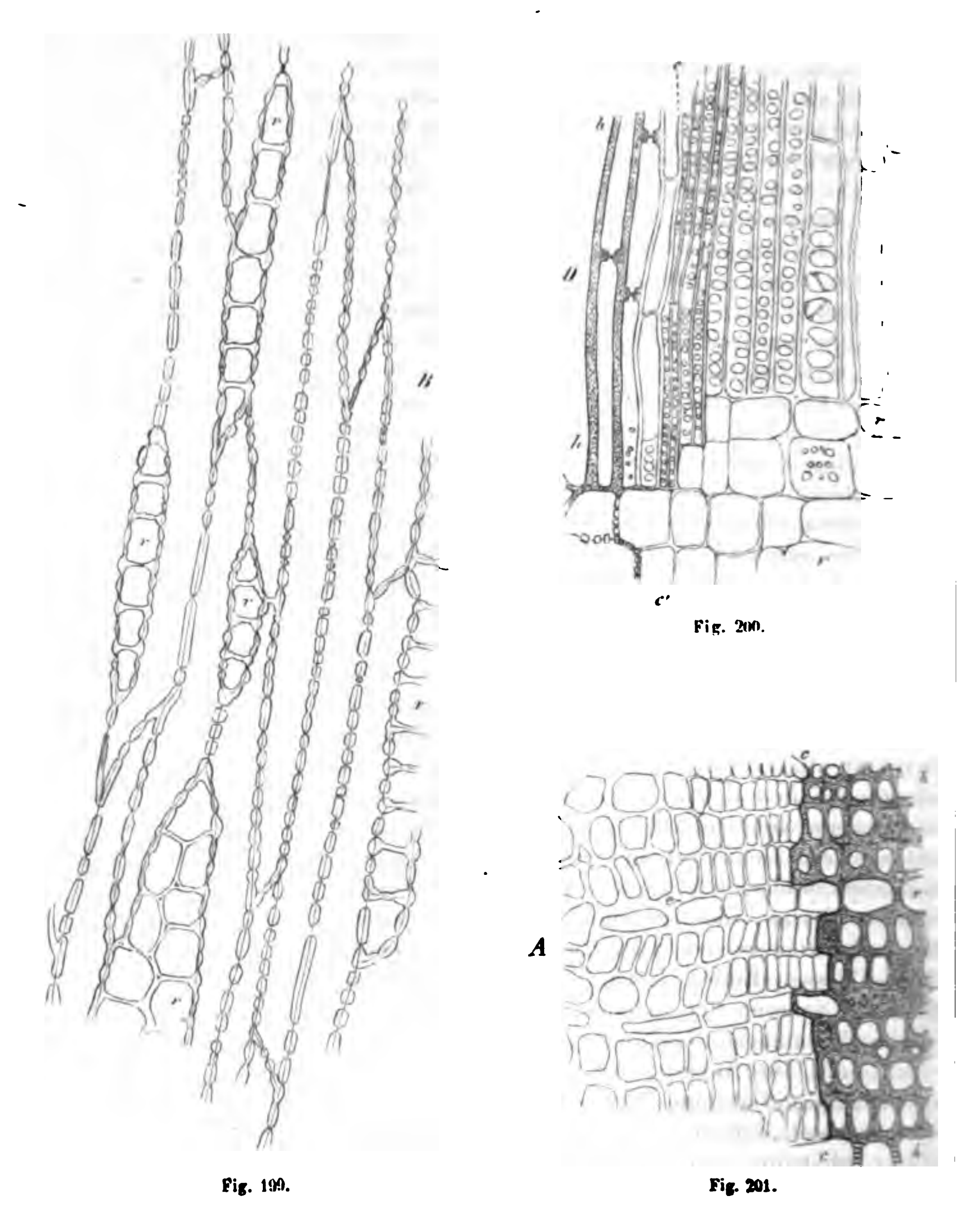


Fig. 200.

Fig. 199.

Fig. 201.

Fig. 199—201. Fraxinus excelsior. Zweijähriges Stamm-Internodium während der Winterruhe, Anfang März (375). Fig. 199. Tangentialer Längsschnitt durch die direct an das fertige Holz grenzende Schicht der Jungzuwachszone. *r* Markstrahlen. — Fig. 200. Radialer Längsschnitt; *D*, *h* fertiges Holz; *c c'* Grenzschicht zwischen diesem und dem Jungzuwachs, letzterer mit Reihen runder (zu dunkel contourirter) Tüpfel auf den radialen Zellwänden, und nach rechts in die inneren Bastzonen übergehend. *r* Markstrahl. Fig. 201. Querschnitt. *c* *h h* fertiges vorjähriges Holz, schattirt. *c—c* Grenze zwischen diesem und dem nach links folgenden Jungzuwachs. *A* Bast, *r* Markstrahlen.

theils durchschnittlich nach Species und ist im Ganzen um so grösser, je mehr die Zellen gestreckt sind; die relativ kurzen Cambiumzellen von Tilia parvifolia haben z. B. unter etwa 45° geneigte Endflächen, die relativ sehr langen von Hamamelis virginiana sind in der Tangentialansicht ganz allmählich verjüngt und zugeschärft. Sehr schwach geneigte oder horizontale Endflächen kommen nur vereinzelt, zumal über und neben Markstrahlen vor (Fig. 199). Aus den beschriebenen Gestaltverhältnissen folgt, dass die gestreckten Cambiumzellen, da sie als Meristem in lückenlosem Schlusse stehen, in der Regel auch der Länge nach ununterbrochne Reihen bilden, und nur im Falle gleichförmiger zweiseitiger Zuschärfung alternirende Horizontalreihen.

Die absolute Durchschnittsgrösse der Cambiumzellen wechselt nach den Arten, wie unten (§ 153) anzugeben sein wird. Sie bleibt in bestimmten Fällen durchschnittlich die gleiche während des ganzen Dickenwachsthums, oder nimmt eine Reihe von Jahren hindurch stetig zu, bis eine annähernd constant bleibende Grösse erreicht wird. Und zwar erstreckt sich die Zunahme auf alle Durchmesser, so dass die Gesammtform, wenn auch nicht genau, doch annähernd die gleiche bleibt.

Die Structur der Cambiumzellen ist durch die Hervorhebung ihrer meristematischen Eigenschaften der Hauptsache nach angegeben. Sie sind mit dichtkörnigem Protoplasma und scharf hervortretendem, in den gestreckten gleichfalls der Zelle gleichsinnig spindelförmig gestrecktem Zellkern versehen, in den Markstrahlen mancher Holzgewächse (Vitis, Begonia) führen sie Chlorophyll und im Winter kleine Stärkekörner (Vitis, Aristolochia Sipho u. a.). Ihre Cellulosewände sind zur Zeit lebhaften Wachsthums dünn und zart, jedoch tritt selbst hier die sogleich anzugebende Verschiedenheit zwischen Radial- und Tangentialflächen wenigstens andeutungsweise häufig, vielleicht immer auf. Beim Eintritt in die Winterruhe bleiben an den gestreckten Zellen die tangentialen Wände glatt und relativ dünn; die radialen werden dagegen beträchtlich verdickt, die stark lichtbrechende Verdickungsmasse unterbrochen durch eine einfache Längsreihe rundlicher Tüpfel. In den Markstrahlen findet ähnliche Verdickung statt, und an den Grenzflächen gegen die gestreckten Zellen eine diesen entsprechende Tüpfelung; an den übrigen Wänden treten spärliche Tüpfel auf. (Fig. 198, 199—201.) Mit dem Wiedereintritt der Wachsthumsperiode wird die Verdickungsmasse anscheinend (wenigstens zum Theil) wieder aufgelöst.

An diesen Structureigenthümlichkeiten nehmen ausser dem Cambium auch die Jungholz- und Jungbastzellen Theil. Sie können insonderheit auch mit demselben in den Zustand der Winterruhe eintreten. Untersucht man während dieser die Jungzuwachszone zwischen fertigem Holz und Bast, so findet man concentrisch und radial geordnete Lagen von Zellen mit der beschriebenen Verdickung der Radialwände; einerseits scharf gegen das jüngste, durch seine derben verholzten Wände ausgezeichnete fertige Holz abgegrenzt; andrerseits gegen den Bast, hier jedoch mit wenig scharfer Abgrenzung an allen den Orten, wo die fertigen Elemente schwach verdickte und nicht verholzte Wände haben. Die Zahl der concentrischen cambiumähnlichen Lagen ist verschieden gross, und zwar oft in unmittelbar aneinander grenzenden Radialreihen, was in dem oben hervorgehobenen ungleichmässigen Gang der Zelltheilungen in denselben seine

Erklärung findet. Im einfachsten Falle liegt zwischen fertigen Bast- und Holzelementen nur die einfache Initialschicht; in exquisiter Form habe ich dies nur bei Juniperus communis beobachtet (vgl. unten, Fig. 207). Meistens zeigt der Querschnitt 2—4 oder noch mehr concentrische Lagen anscheinend gleicher, tangential abgeplatteter Zellen und erst sehr genaue Untersuchung lehrt, dass diese ungleichwerthig sind, indem eine immer die initiale, andere theils Gewebemutterzellen, theils Jungholz oder Jungbast sind. Letzteres ist zumal an der Holzseite oft deutlich bei Wiederbeginn des Wachsthums nach der Winterruhe, indem dann einzelne der Zellen direct, ohne weitere Theilungen, zu Gefässgliedern sich erweiternd gefunden werden (z. B. Vitis vinifera). Es sind also auch während der Winterruhe die Schichten des eigentlichen Cambium weder unter einander noch vom Jungbast und -Holz durch eine charakteristische Structur verschieden; vielmehr kann die ganze Zuwachszone, mag sie aus allen ihren möglichen Theilen oder dem Cambium oder der Initialschicht allein bestehen, in Winterruhe eintreten und nimmt alsdann überall die gleiche Structur an.

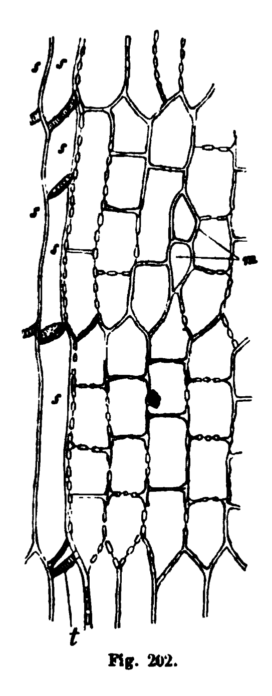


Fig. 202.

Nach beendeter Beschreibung der Zuwachszone ist noch auf die in derselben stattfindenden, oben unerledigt gelassenen queren und schrägen Zelltheilungen zurückzukommen. In den Markstrahlen finden solche nicht statt oder sind eventuell irrelevant. In den gestreckten Elementen dagegen treten sie als constante und wesentliche Erscheinung auf:

a) in den Gewebemutterzellen allgemein da, wo innerhalb des secundären Holzes und Bastes kurze parenchymatische Zellen, welche nicht zu den Markstrahlen gehören, und gefächerte Faserzellen gebildet werden: Holzparenchym, Bastparenchym etc. Fig. 202. Die Quertheilung ist eine einmalige oder mehrmalige, die Höhe der Theilungsproducte demnach von Anfang an verschieden; nach dem verschiedenen Ansatze der Querwände an die Seitenwände und dem Verhältniss der Stärke beider im fertigen Gewebe ist zu vermuthen, dass die Quertheilungen einerseits schon in dem frühen Zustande der Gewebemutterzellen auftreten (Holz- und Bastparenchym), andererseits in der schon dem Jungholz oder -Bast zugehörigen Zelle (gefächerte Faserzellen); doch liegen hierfür noch keine genauern Untersuchungen vor. Vgl. unten § 144.

Quertheilungen der Gewebemutterzellen oder Jungholzzellen kommen ferner zuweilen vor bei der Bildung kurzgliedriger Gefässe. Die Glieder weiter Gefässe mit horizontalen Grenzflächen können kürzer sein als die Cambium-

Fig. 202. Cytisus Laburnum, tangentialer Längsschnitt durch die innerste Bastschicht desselben Zweiges wie Fig. 198, gleiche Vergrösserung wie diese. *s* Siebröhrenglieder. *t* eine tiefer als die Schnittfläche liegende Siebplatte. *m* kleiner, zwei Zellen hoher Markstrahl. Die übrigen Elemente sind Bastparenchymzellen, deren Entstehung aus der Quertheilung von Cambiumzellen durch die Vergleichung mit Fig. 198 deutlich wird.

zellen, aus welchen sie entstehen, der Längenunterschied aber dadurch zu Stande kommen, dass mit der Erweiterung die Höhe verringert wird durch Verschiebung der schrägen Endflächen in horizontale Lage.[1] In anderen, z. B. bei Vitis von Cohn[2], bei Acacia longifolia von Sanio[3] beobachteten Fällen ist dagegen die Verkürzung der Gefässglieder so bedeutend, dass sie in jener Verschiebung keine ausreichende Erklärung findet, vielmehr die Annahme einer Quertheilung nothwendig macht.

b) In der Initialschicht müssen jene queren und schrägen Theilungen der gestreckten Zellen stattfinden, durch welche innerhalb der Holzstränge neue, aus kurzen Parenchymzellen bestehende kleine Markstrahlen angelegt werden. Dies folgt fast mit Sicherheit aus der Thatsache, dass der Markstrahl von seinem ersten Auftreten an durch die Initialschicht sich holz- und bastwärts erstreckt. Höchstens könnte noch angenommen werden, dass die erste Anlage durch Theilungen geschieht, welche sich gleichsinnig durch Cambium, Jungholz und Jungbast erstrecken. Die erste Bildung eines kleinen Markstrahls aus gestreckten Cambiumzellen ist schwer zu beobachten und zur Zeit noch wenig klar bekannt.[4] Nach der Lage sehr kleiner, nur eine Zelle breiter und eine bis wenige Zellen hoher Markstrahlen in Tangentialschnitten durch die Cambium- und Zuwachszone lässt sich für dieselben aussagen, dass sie angelegt werden, entweder durch ein- bis mehrmalige quere Theilung eines Endes einer gestreckten Cambiumzelle, oder durch Abschneidung eines Stückes der radialen Seitenwand dieser mittelst einer gegen dieses (muschelförmig) concaven Theilungswand (vgl. Fig. 202, *m*). In der so angelegten ersten Zelle können dann weitere Quertheilungen eintreten. Für den häufigen Fall, dass ein so angelegter Markstrahl in den successiven Zuwachszonen nach Maass und Zellenzahl an Höhe zunimmt, lassen sich die verschiedenen Möglichkeiten für die Hinzufügung neuer Zellen leicht einsehen, der wirkliche Vorgang ist nicht sicher gestellt. Ferner ist nicht klar, ob nicht ein kleiner Markstrahl angelegt werden kann durch wiederholte Quertheilung einer ganzen gestreckten Cambiumzelle, oder selbst mehrerer übereinander stehender.

§ 137. Die secundären Holz- und Bastelemente sind, ihrer Entstehung entsprechend, etwa mit Ausnahme mancher Siebröhrengruppen, zu Anfang immer in radiale Reihen geordnet. Ein Dickenwachsthum der nach innen von der jeweiligen Zuwachszone gelegenen Gewebemassen, welches eine Verschiebung der Radialreihen zur Folge haben könnte, findet beim Holze höchstens während der Ausbildung der innersten Lagen statt, welche davon in Form von Verschiebung oder tangentialer Dehnung in der That beeinflusst werden können, später nicht mehr; für den Bast verhält sich dieses allerdings anders wegen der stetigen Erweiterung der secundären Zuwachszone, doch werden von den hieraus folgenden, später zu beschreibenden Verschiebungen erst die alten, äusseren Zonen in erheblichem Grade betroffen.

Die secundären Elemente müssen daher ihre ursprüngliche radiale Anordnung beibehalten

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 122.
2) Bericht über d. Verhandl. d. Schles. Gesellsch., Bot. Section, 1857, p. 44.
3) Pringsheim's Jahrb. IX, p. 56.
4) Siehe N. Müller, Bot. Untersuchungen, IV, p. 181. — Velten, Bot. Ztg. 1875, 842.

1) wenn sie bei ihrer definitiven Ausbildung die Gestalt und Länge, welche sie in dem cambialen Stadium hatten, wenig oder nicht verändern.

2) wenn sie zwar grösser werden als die Cambiumzellen, aber eine diesen ähnliche Gestalt, bei der Verlängerung speciell nur gegen die Radialebenen geneigte Endflächen behalten und sich mit diesen an und zwischen einander schieben.

Der erste Fall findet sich fast ausnahmslos bei den normal gebauten Markstrahlen (die Ausnahmen bei Atragene, Casuarina u. a. s. unten), bei den meisten Holzparenchymmassen, kurzen Tracheiden, z. B. von Cytisus Laburnum u. s. f. Höhe und Breite nehmen zwar hier, auch in Markstrahlen[1]) beim Uebergang aus dem Cambium in den definitiven Zustand öfters etwas zu, jedoch in geringem, die Gesammtgruppirung nicht änderndem Maasse.

Der zweite Fall betrifft die längsgestreckten Elemente (Faserzellen, Holzfasern, Tracheiden) des Holzes vieler und des Bastes der allermeisten holzbildenden Pflanzen. Das Längenwachsthum der aus dem Cambialzustand tretenden Theile ist übrigens auch in den hierher gehörigen Fällen ein geringes, wie die folgenden Paragraphen zeigen werden.

Das in Rede stehende Verhalten findet sich wohl ausnahmslos in allen Theilen von Holz und Bast der Coniferen; bei den Dicotylen im Weichbaste ziemlich allgemein, jedoch mit specieller Ausnahme der durch unregelmässige Siebröhrengruppen ausgezeichneten.

Die sklerenchymatischen Fasern des Bastes erhalten sich in der radialen Ordnung z. B. bei Carpinus, Corylus, Ostrya, Liriodendron, Magnolia acuminata, tripetala[2]). Die oben bezeichneten längsgestreckten Elemente des Dicotylen-Holzes behalten die radiale Ordnung z. B. [3]) bei Cunonia capensis, Viburnum Opulus, Staphylea, Hamamelis, Nerium, vielen Asclepiadeen, Rhus typhinum, Jatropha Manihot, Laurus nobilis, Camphora, Aesculus, Verbena maritima, Broussonetia, Catalpa, Paulownia, Hydrangea hortensis, Justicia carnea, Fuchsia, Melastomaceen[4]) u. s. w., vorwiegend, jedoch nicht ausschliesslich Pflanzen mit wirtelständigen Blättern, und ohne dass bei gleicher Blattstellung nicht auch andere Anordnung der Elemente vorkäme, wie das sogleich Anzuführende zeigen wird. —

Die ursprüngliche radiale Anordnung wird dagegen gestört oder aufgehoben

1) in Gruppen längsgestreckter Elemente, welche beim Uebergang aus den cambialen in den Gewebezustand starke Verlängerung zeigen, dabei ihre vorzugsweise wachsenden und sich zuspitzenden Enden zwischen einander schieben und nicht nur gegen die Radialreihen, sondern auch in anderen Richtungen geneigte Endflächen, selbst Krümmung, Drehung der Enden erhalten.

2) wenn einzelne der ursprünglich gleichen Elemente bei der definitiven Ausbildung erhebliches Wachsthum in Richtung der Querdurchmesser erfahren.

Der erste Fall tritt vielleicht ein bei Bildung mancher unregelmässiger Siebröhrengruppen, doch ist dies nicht näher untersucht und zweifelhaft

1) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle p. 164.
2) Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 256. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, 107.
3) Vgl. Sanio, l. c. 107, 115.
4) Vöchting, l. c.

Sicher dagegen findet er statt bei den im fertigen Zustande keinerlei regelmässige Reihenordnung zeigenden Faserelementen, welche auf ein vielfaches der ursprünglichen Cambiallänge heranwachsen: den Sklerenchymfasergruppen im Baste vieler Dicotylen, z. B. Tilia (Fig. 211), den Faserzellen, Fasern und gestreckten Tracheiden im Holze von Leguminosen (Cytisus Laburnum, Caragana etc.; am schönsten, wegen des Contrastes gegen die übrigen, die cambiale Form und Länge beibehaltenden Elemente des Holzes, bei Herminiera Elaphroxylon, vgl. § 150); von Ulmus suberosa, Morus alba, Celtis australis, Tamarix gallica, Ilex aquifolium, Cornus sanguinea, Pirus u. s. f.

Der zweite Fall findet allgemein statt bei der Ausbildung weiter Gefässe. Ursprünglich den übrigen Elementen gleich, erweitern sich die Gefässglieder oft auf ein vielfaches der anfänglichen Grösse; die angrenzenden Elemente werden hierdurch nicht nur verschoben, sondern vielfach in der Richtung der Gefässoberfläche quergezerrt, zusammengedrückt oder selbst völlig verdrängt, so dass nur Rudimente übrig bleiben.[1] Je nach dem Grade der Erweiterung und der Zahl der weiten Gefässe in einem Stück des Querschnitts wird durch sie die Gesammtordnung der Elemente beeinflusst.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass alle die angegebenen Erscheinungen in verschiedenem Maasse eintreten und somit zwischen den extremen Fällen intermediäre vorkommen können.

§ 138. Die in Vorstehendem zunächst für den einzelnen Querabschnitt von Stamm und Wurzel betrachteten gesammten Zuwachszonen, Cambium, junges und fertiges Holz, Bast u. s. w. setzen sich, der Länge nach verfolgt, als ununterbrochene Schichten, sowohl über die successiven Abschnitte derselben Achse, als von der Hauptachse auf die Seitensprosse fort; und zwar jede der unterschiedenen Schichten eines Querabschnitts in die gleichnamigen und gleichzeitig entstandenen der successive folgenden Abschnitte; die Cambiumschicht eines Jahrestriebs, oder eine Jahresholzproduction desselben in die gleiche des nächstfolgenden Jahrestriebs u. s. w.

Der Längsverlauf der einzelnen, zumal der longitudinal gestreckten Elemente, wie derselbe in der Richtung der »Längsfaserung« von Holz und Bast hervortritt, zeigt eine Reihe bemerkenswerther, in gewissem, wenn auch nicht rigorosem Sinne, von den bisher besprochenen unabhängiger Erscheinungen. Bei der Betrachtung dieser soll hier abgesehen werden von der Torsion der ganzen Holz- und Bastmassen windender Stämme, insoweit sie in unmittelbarer Beziehung steht zu der Torsion der gesammten windenden Theile, deren Darstellung gegenwärtiger Arbeit fern liegt[2].

In gerade und senkrecht gewachsenen Stämmen haben die in Rede stehenden Elemente meist eine von der Senkrechten abweichende schiefe Stellung ihrer Längsachse, und zwar sowohl im Baste als im Holze, für welch letzteres nähere, hier vorwiegend zu berücksichtigende Untersuchungen vorliegen[3].

---

1) Eingehende Darstellung s. bei Velten, Bot. Ztg. 1875, p. 809 ff.

2) Für diese sei verwiesen auf H. de Vries, in Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, Heft III, und die daselbst citirte frühere Literatur über diesen Gegenstand.

3) Siehe A. Braun, Ueber den schiefen Verlauf der Holzfaser, Monatsber. d. Berliner Acad. 7. August 1854. — Bot. Ztg. 1869, 747; 1870, 158.

Die Abweichung von der Senkrechten tritt meist weniger hervor in der Richtung der Radialebene, obgleich sie in dieser stattfinden muss bei den vorhin erwähnten Strängen mit unregelmässig zwischen einander geschobenen Elementen, z. B. im Holze von Fraxinus, Cytisus Laburnum. Deutlich ist sie schon für die makroskopische Betrachtung bei dem Guajakholz, bei welchem die Fasern successiver concentrischer Schichten in radialer Richtung (wenn auch weniger als in tangentialer) mit ihren Enden schräg zwischen einander greifen.

Deutlicher tritt bei vielen Hölzern die Schrägstellung in der Tangentialebene hervor. Sie ist in der Regel für die Gesammtheit der Elemente einer jeden concentrischen Schicht gleichsinnig und bei Betrachtung der Oberfläche dieser durch eine schräge, um den ganzen Stamm laufende »Faserung« oder Streifung kenntlich. Der Winkel, unter welchem die Streifen die Verticale schneiden, ist theils nach Arten, theils individuell sehr verschieden gross. Am grössten — bis 45° — gibt ihn Braun für Punica Granatum an; dann folgen Sorbus aucuparia (bis 40°), Syringa vulgaris (bis 30°), Aesculus Hippocastanum (10—20°), häufiger sind geringere Grössen, z. B. meist 4°—5°, selten bis 10° bei Pinus silvestris, 3°—4° bei Populus pyramidalis, Betula alba u. s. w. »In manchen Fällen«, sagt Braun, »besonders bei Pinus, habe ich mich überzeugt, dass Exemplare mit kürzeren Internodien gewöhnlich stärkere Drehungsgrade zeigen, als solche mit längeren.« Auch mit dem Alter der Bäume soll sich die Neigung ändern, nämlich in den späteren Zuwachsschichten grösser werden (Punica) oder kleiner (Pinus silvestris).

Die Richtung der Neigung ist bei manchen Bäumen ausnahmslos die gleiche gefunden worden: rechts (im Sinne der Mechanik) bei Aesculus Hippocastanum, links bei Populus pyramidalis. Andere Bäume zeigen vorherrschend eine, ausnahmsweise die andere Richtung, z. B. Pirus communis, Carpinus vorherrschend rechts, Salix alba vorherrschend links. Sie ist ferner in den successiven Zuwachsschichten desselben Stammes entweder die gleiche, oder, bei manchen Baumarten, wie Kiefer und Fichte, ungleichsinnig, nach einer Anzahl gleich geneigter Schichten in entgegengesetzte Neigung umschlagend.

Unter 167 Arten von dicotylen Holzgewächsen und Coniferen, über welche sich Braun's Untersuchungen erstrecken, ist die schräge Faserung bei 111 vorhanden; bei den übrigen, z. B. Pinus Cembra, Populus monilifera, Ulmus campestris und effusa, Fraxinus excelsior, Clematis Vitalba, ist sie nicht beobachtet.

Abweichend von der um den ganzen Stamm gleichmässigen Schrägstellung der Fasern bei den bisher erwähnten Bäumen verhält sich die Anordnung letzterer bei dem Guajakholze. Hier ist die Faserung in jeder Holzschicht kurz wellig hin und her gebogen, die Senkrechte oft unter 45° schneidend, in successiven schmalen Schichten, nicht den breiten Jahres(?)-Ringen, verschiedene Richtungen einschlagend. Diese in jedem kleinen Abschnitt des Holzes andere Richtung zeigende Anordnung und Ineinanderschiebung der Elemente, zu welcher noch die oben erwähnte radial schiefe Stellung und Verflechtung hinzukömmt, ist die Ursache der in radialer Richtung nicht, in tangentialer kaum vorhandenen Spaltbarkeit des Pockholzes.

Schon die angegebenen Thatsachen, insonderheit das Umsetzen in successiven Holzschichten zeigen, und jede genauere Untersuchung bestätigt, dass die schräge Faserung eine rein anatomische, von der äusseren Gliederung der

Pflanze unabhängige Erscheinung ist. Sie ist auch äusserlich nur wahrnehmbar bei Verletzungen, welche eine der Faserung folgende Spaltung des Baumes zur Folge haben — Frostrisse, Spaltung der Rinde in Richtung der Bastfaserung, z. B. bei Tilia, Syringa, Juniperus, Thuja, oder bei localer, von Aesten oder Wurzeln ausgehender excessiver Anschwellung der Holzschichten, indem diese bei manchen Bäumen (Punica, Carpinus, Populus pyramidalis) zur Bildung von Wülsten führt, die in der Richtung der Faserung schräg um den Stamm laufen.

Eine anatomische Erklärung für die Schiefstellung der gestreckten Holzelemente wird im allgemeinen plausibel durch die Längenverhältnisse dieser gegeben. Wie unten (§ 153) gezeigt werden wird, nehmen bei einer Anzahl von Gehölzen die gestreckten Elemente eine Anzahl Jahre hindurch successive an Länge zu. Da während des secundären Dickenwachsthums die Gesammtlänge eines Stammabschnitts unverändert bleibt, und da ferner (mit Ausnahme der relativ unbedeutenden oben erwähnten Erscheinungen bei der Gefässerweiterung) weder im Cambium noch in seinen Producten eine Förderung einzelner Zellen auf Kosten anderer, verkümmernder eintritt, vielmehr alle Zellen einer der Peripherie parallelen Schicht wachsen, grösser oder doch nicht kleiner werden, so muss mit der fortschreitenden Verlängerung der longitudinal gestreckten Elemente eine Schrägstellung derselben eintreten; in dem einen Falle schon der Cambiumzellen, in dem anderen der sich differenzirenden Faserelemente. Man kann gleich hinzufügen, dass bei den Stämmen mit tangential senkrechter Stellung der Fasern, wie z. B. Fraxinus, die Länge der successiven Schichten angehörigen gleichbleiben, oder die eventuelle Längendifferenz durch radiale Schiefstellung allein ausgeglichen werden muss, was noch zu untersuchen bleibt. Durch diese Erwägungen wird die Erscheinung im Grossen und Ganzen verständlich, aber bei weitem nicht alle Einzelheiten. Es ist fraglich, ob jene Längendifferenzen für sich allein genügen, um die Grösse des Neigungswinkels zu erklären; es bleibt zu erklären die Gleichsinnigkeit der Neigung in den einzelnen Schichten, ihr Umsetzen, ganz besonders ihre angegebene Verminderung in den späteren bei Pinus u. s. w. Hierfür sind erst die Grundlagen zu schaffen in vollständigeren als den bisher vorliegenden Maass- und Gestaltbestimmungen der in Betracht kommenden Theile. —

Der undulirte Verlauf der Holzfasern, welcher an übernarbten Wundstellen und dergleichen eintritt und als Maserung oder Wimmerung bekannt ist, sei hier als pathologische Erscheinung von eingehender Betrachtung ausgeschlossen.[1])

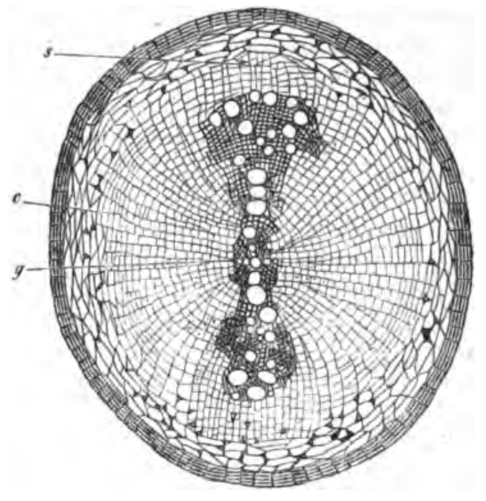
§ 139. Die Pflanzen mit typisch dicotylem Stammbau, sowie die Mehrzahl der von diesem abweichenden Dicotylen und Gymnospermen, bilden, sehr seltene Ausnahmen abgerechnet, in der Wurzel[2]) frühzeitig einen Cambiumring und dieser hat, wenn einmal vorhanden, durchaus ähnliches Wachsthum und Neuproduction wie im Stamme, wenn auch in jedem Einzelfalle bestimmte, unten zu besprechende Specialdifferenzen zwischen Stamm und Wurzeln bestehen.

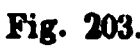
---

1) Vgl. Schacht, Lehrbuch, p. 67. — Göppert, Nachträge zu d. Schrift über Inschriften etc. u. über Maserbildung. Bresl. 1870. — Idem, über die Folgen äusserer Verletzungen der Bäume. Bresl. 1873. — Ratzeburg, Waldverderbniss I. — Nördlinger, Forstbotanik, I, 274.

2) Siehe van Tieghem, Annales sc. nat. Sér. 5. T. XIII, 185, pl. 3, 4, 8.

Die anfängliche Entstehung und Orientirung des Cambiumrings muss dagegen in Folge des verschiedenen ursprünglichen Gesammtbaues in der Wurzel eine andere sein, als im Stengel. Seine Anlegung findet statt in dem axilen Gefässstrang. Sie beginnt mit Dickenwachsthum und tangentialer Theilung derjenigen Zellschicht, welche der Innenfläche der Siebgruppen angrenzt, und zwar von der Mitte jeder dieser Gruppen fortschreitend gegen ihre beiden seitlichen Ränder, mithin auch gegen die Aussenkanten der Gefässplatten. Die Producte der Tangentialtheilung sind Cambium und Jungzuwachs. In dem gewöhnlichen Falle ausgiebigen Dickenwachsthums erreichen die Tangentialtheilungen schliesslich die über den Gefässplatten liegenden Pericambiumzellen, setzen sich über diese fort und hiermit schliessen die ursprünglich getrennten Abschnitte des Cambium zum Ringe zusammen. Der ursprünglichen Anordnung und Gestaltung der Gefäss- und Siebgruppen im Wurzelstrang ensprechend ist der Gesammtquerschnitt des Cambiumrings bei seiner Anlegung und vor




Fig. 203.

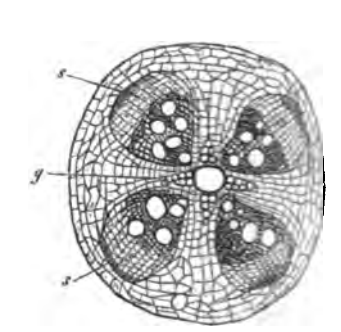


Fig. 204.

seinem Schluss eine dem Umriss des Gefässkörpers folgende Figur; bei diarchem Strang eine schmale Ellipse, bei mehr als zweistrahligen ein Polygon mit eben so viel stumpfen Ecken und eingebuchteten Seiten als Gefässplatten vorhanden sind. Indem nun aber die cambiogene Gewebeproduction auf der Holzseite

Fig. 203. Urtica dioica. Querschnitt einer kleinen Nebenwurzel vom Rhizom (80.) *g* ursprüngliche diarche Gefässplatte. Mit ihr gekreuzt zwei secundäre, durch breite Parenchymstreifen (Markstrahlen) getrennte Holzstränge; aussen von jedem bei *s* der zugehörige Baststrang. — Ringsum secundäre Rinde mit zahlreichen, zerstreuten, als dunkle Flecke gezeichneten Sklerenchymfasern, und aussen von Periderm begrenzt. *c* Cambium- oder Jungzuwachsschicht. Die primäre Rinde ist abgestossen.

Fig. 204. Cucurbita Pepo. Querschnitt der Hauptwurzel einer jungen Pflanze (40). *g* Gefässkörper des axilen Bündels, seine vier Strahlen mitten durch ein grosses Tüpfelgefäss verbunden. Mit ihnen alternirend vier secundäre Holzstränge; *s* die ursprünglichen und secundären Siebstränge. — Die primäre Rinde der Wurzel ist durch Periderm ersetzt und abgestossen.

ringsum ungleich und zwar um so ausgiebiger erfolgt, je näher den ursprünglichen Ausgangspunkten der Cambiumbildung, werden die Siebgruppen rasch nach aussen geschoben, und die Einbuchtungen des Ringes ausgeflacht, derart dass sein Querschnitt bald annähernde Kreisform dauernd erhält.

Nur in den relativ seltenen Fällen schwachen Dickenzuwachses bleiben die Einbuchtungen zwischen den ursprünglichen Gefässplatten und unterbleibt der Zusammenschluss der ursprünglichen Abschnitte des Ringes über den Kanten dieser; selten bleibt die Cambiumbildung ganz aus. Vgl. p. 369. In anderen Fällen ist die tangentiale Theilung in der Nähe der Gefässplatten auffallend geringer als vor den ursprünglichen Siebgruppen, die hier befindlichen Zellen folgen dem Dickenwachsthum vorwiegend durch radiale Dehnung, so dass im Querschnitt der kleinzellige Ring bei den Gefässplatten durch Reihen grösserer Zellen unterbrochen erscheint, z. B. Cucurbita, Urtica, Fig. 203, 204.

Die Gewebeproduction durch den Cambiumring oder seine Abschnitte hält nach erfolgter Anlegung den gleichen Gang ein, welcher für den Stamm beschrieben wurde. Eventuelle Specialdifferenzen in der Succession der Theilungen sind wenigstens derzeit nicht bekannt. Die auf der Innenseite abgesonderte Gewebemasse ist Holzkörper, die peripherische Bastkörper zu nennen. Beide sondern sich in Holz- und Basststränge, welche in derselben Weise mit einander correspondiren wie im Stengel und insgesammt Stränge heissen mögen; und in ungleichnamig zusammengesetzte, mit den Strängen alternirende, in den Wurzeln wohl immer aus Parenchym bestehende Radialstreifen, Markstrahlen.

Die ursprünglichen grossen Markstrahlen sind in der Wurzel selbstverständlich ausgeschlossen. Für die Anordnung der vorhandenen und die hierdurch bestimmte Strangdisposition sind zwei, wenn auch nicht überall scharf gesonderte Haupttypen zu unterscheiden, nämlich

1) vor der Kante jeder ursprünglichen Gefässplatte tritt ein (meist sehr breiter) Hauptmarkstrahl auf, mit den Hauptmarkstrahlen alternirend eben so viele Hauptstränge. Z. B. Centranthus, Tropaeolum-Adventivwurzel, Urtica dioica (Fig. 203) für diarche; Hauptwurzel von Cucurbita (Fig. 204), Phaseolus, Convolvulus tricolor u. m. a. für vierstrahlige; Adventivwurzel von Cereus grandiflorus, Clusia, Cucurbita, Artanthe für vielstrahlige Wurzelbündel. Vgl. van Tieghem, l. c.

2) Der ganze Umkreis des primären Bündels erhält Strangelemente, zwischen diesen nur kleine Markstrahlen, deren Anordnung den primären Gefässplatten nicht entspricht. Der ganze Secundärzuwachs ist also ein cylindrischer Strang ohne Hauptmarkstrahlen; z. B. Taraxacum, Scorzonera hispanica, Rubia, Thuja, Taxus, Cupressus etc.

Ueber die Verbindung der secundären Holzstränge mit den primären Platten s. § 152.

Für das weitere Wachsthum der einmal angelegten Stränge und Markstrahlen, die successive Zerklüftung ersterer durch Markstrahlen, den Bau der Cambiumschicht gelten die gleichen allgemeinen Regeln wie im Stamme.

Auch die Theilungen in der Cambiumzone werden im allgemeinen den gleichen Regeln wie in diesem folgen, was jedoch zu untersuchen bleibt. Be-

merkenswerth ist das häufige Auftreten nachträglicher Zwischenstränge in breiten Markstrahlen zumal fleischiger Wurzeln.

Der Beginn des secundären Zuwachses erfolgt bei den Wurzeln in der Regel sofort nach Differenzirung der primären Gewebe; in den angeführten Fällen schwacher Entwicklung dagegen, sowie bei den Adventivwurzeln von Clusia, Cereus, Piperaceen relativ spät, so dass ein Wurzelabschnitt zuerst lange in dem primären Zustande verbleibt.

II. Der Holzkörper.

1. Gliederung und Gestalt der Zuwachszonen.

§ 140. Bei den einheimischen Dicotylen und Coniferen erhält das Holz in jeder Vegetationsperiode einen Zuwachs, dessen Ausbildung im Frühling mit der Entfaltung der Knospen beginnt und, die Wurzeln der Laubbäume ausgenommen, im Spätjahr ihr Ende erreicht, um nach winterlichem Stillstand von neuem anzuheben; in den Wurzeln einheimischer Laubbäume dagegen langsam fortschreitend den Winter über andauert, erst mit dem Beginn der neuen Vegetationsperiode ihr Ende erreicht, um alsdann sofort wieder zu beginnen[1]

Das Product einer jeden in unserem Clima einer Jahresperiode entsprechenden Zuwachsperiode ist in der Regel durch bestimmte, unten zu beschreibende Structurdifferenzen der Grenzschichten von dem der früheren und folgenden Periode unterschieden. Es wird daher Jahreszone, Jahresschicht Jahresring genannt, seine eben erwähnten Grenzschichten Frühlingsholz und Herbstholz.

Die Betrachtung der Zuwachszonen geht zweckmässiger Weise von den ohnehin bei weitem häufigsten, in deutliche Jahresschichten gesonderten aus.

Die Gestalt der Jahrringe ist für Bäume und Sträucher untersucht. Es ist bekannt und hier nicht ausführlich zu erörtern, dass ihre durchschnittliche Breite bei demselben Individuum grosse Schwankungen zeigt je nach dem Alter und der Einwirkung von mehr oder minder günstigen Vegetationsbedingungen[2] und dass unter den gleichen, oder unter gleich günstigen Bedingungen die durchschnittliche Breite nach Species bedeutend wechselt. Man vergleiche z. B. die breiten Ringe von Paulownia, Ailantus mit denen von Citrus, Cornus Pinus silvestris, Abies pectinata mit Taxus u. s. w. Im Stamme des jungen Baumes nimmt die Breite der Ringe unter sonst gleichen Bedingungen eine Anzahl von Jahren hindurch zu, um dann auf einem durchschnittlichen Maximum eine Reihe von Jahren zu verbleiben, mit höherm Alter aber wieder abzunehmen. In den am erstarkten Stamme gebildeten Jahrestrieben wird schon in dem oder den allerersten Jahren die durchschnittlich maximale Ringbreite erreicht.[3]) Schon oberflächliche Betrachtung, welche durch genauere Unter-

---

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 313.

2) Vgl. die unten zu citirenden Arbeiten Nördlinger's und R. Hartig's. — Sodann H. de Vries, Einfluss des Druckes auf d. Bau etc. des Holzes, p. 96. Flora 1872, p. 241; 1875.

3) Nördlinger, Der Holzring, p. 11.

suchung leicht bestätigt wird, lehrt, dass an den Seitenästen und Wurzeln eines Baumes der jährliche Zuwachs hinter dem des Stammes zurücksteht.

Die Breite des einzelnen Ringes ist beim regelmässig entwickelten Stamme ringsum gleichmässig, kann aber auch bei dem nämlichen in Folge ungleicher Förderung des Wachsthums nach verschiedenen Seiten ungleich, der Ring undulirt oder excentrisch bis zum völligen Ausbleiben auf der benachtheiligten Seite sein. Die Ringe eines und desselben Stammquerschnitts zeigen, gleichsam als Documente seiner Wachsthums- und Ernährungsgeschichte, in allen diesen Beziehungen oft die mannichfaltigsten Verschiedenheiten; für einzelne unten zu nennende Holzgewächse sind solche Zuwachsungleichheiten typisch.

Für die Seitenäste des Stammes und der Wurzeln ist einseitig ungleiche Entwicklung der Ringe, also excentrische Verdickung Regel; und zwar ist bei den Seitenästen der meisten Laubhölzer die Oberseite die geförderte, z. B. Acer pseudoplatanus, Alnus, Carpinus, Cornus, Corylus, Crataegus, Cytisus Laburnum, Evonymus, Gleditschia triacanthos, Fagus, Tilia, Prunus spec., Robinia etc.[1]; dagegen bei den Nadelhölzern, nach Nördlinger auch bei Castanea, die Unterseite gefördert. Auch an Stämmchen, welche eine Reihe von Jahren aufrecht und ringsum gleichmässig in die Dicke gewachsen, dann aber durch Schneedruck dauernd in geneigte Stellung gebracht waren, fand Nördlinger die von dem Zeitpunkt der Schrägstellung an gebildeten Ringe excentrisch, und zwar bei den Fichten, Föhren und Lärchen die Unterseite, bei Eichen und Buchen die Oberseite gefördert. Bei den seitlichen Wurzeln der Bäume ist an ihren Ursprungsstellen am Stamme die in diesen sich fortsetzende Oberseite die geförderte; in grösserer Entfernung vom Stamme herrscht nach Mohl's Meinung[2]) Förderung der Unterseite vor, doch ist die Entscheidung darüber unsicher. Centrisch gewachsene Baumwurzeln sind übrigens auch nicht gerade selten.

Ueber die durchschnittliche Grösse des Jahreszuwachses der Baumstämme in seinen successiven Querschnitten von der Basis bis zum Gipfel, welche natürlich immer bestimmend für die Gesammtform des Stammes ist, wurde an unseren Waldbäumen eine Reihe von Untersuchungen angestellt.[3]) Und zwar hat man theils die successiven Querschnittflächen der einzelnen Schichten bestimmt, welche den »Massenzuwachs« angeben; theils die (radialen) Durchmesser, die Ringbreite, von deren successiver Grösse die Gestalt des Stammes abhängig ist. Massenzuwachs und Ringbreite in einer Schicht müssen nicht einander entsprechen, weil jener ja in ihrem untern Theile mit grösserer Peripherie, bei kleinerer Ringbreite ein grösserer sein kann als in dem engern oberen Theile bei grösserer Ringbreite. — Als übereinstimmendes Resultat der vorliegenden Untersuchungen, welche sich auf Eiche, Buche, Erle, Weisstanne, Kiefer, Fichte, Lärche, Weymouthskiefer u. a. erstrecken, können folgende Sätze gelten:

1) Vgl. Nördlinger, Holzring, p. 20. — Hofmeister, Allgem. Morphologie p. 604.

2) Bot. Ztg. 1862, 274.

3) v. Mohl, Bot. Ztg. 1869, p. 1. — Nördlinger, Der Holzring. Stuttg. 1872. — R. Hartig, in Dankelmann's Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. Bd. III, u. Bot. Ztg. 1870, 505. Für die ältere, sehr dürftige Literatur und viele nicht streng hierher gehörige Details sei auf diese Arbeiten verwiesen.

1) an dem Schafte, d. h. dem unbeästeten Stamme zwischen dem bodenständigen »Stock« und der Krone, nimmt bei freistehenden Bäumen der jährliche Massenzuwachs von oben nach unten zu, nach Nördlinger zugleich immer auch der durchschnittliche Ringdurchmesser, nach R. Hartig kann dieser zu- oder abnehmen oder gleichbleiben, womit die Resultate der von Mohl an drei freierwachsenen Bäumen gemachten Radiusmessungen, welche Zunahme nach oben ergaben, übereinstimmen. Bei Bäumen, welche im geschlossenem Bestande erwachsen, nimmt nach Nördlinger, Mohl und R. Hartig die durchschnittliche Ringbreite nach oben zu, nach R. Hartig's von Nördlinger mit Grund bestrittener Angabe unter annähernd überall gleichbleibendem Flächen- oder Massenzuwachs. Bäume mit in geschlossenem Bestande unterdrückter Krone zeigen den Zuwachs in jeglichem Sinne, von oben nach unten abnehmend, selbst bis zum gänzlichen Ausbleiben im unteren Theile.

2) in der Krone nimmt der Zuwachs nach unten zu, sowohl im Stamme als in den Aesten.

3) Am bodenständigen Stock findet bei älteren Stämmen, also in den äusseren Lagen eine erhebliche Steigerung des Zuwachses und der durchschnittlichen Ringbreite statt, welche von der Oberseite der Wurzelansätze ausgeht und sich je nach dem Einzelfall in verschiedene Höhe (0,3—3 Meter und mehr) nach aufwärts erstrecken kann. An den Insertionsstellen starker seitlicher Wurzeln ist der Zuwachs örtlich dergestalt gesteigert, dass die bekannten, durch Furchen getrennten, bei tropischen Bäumen gewaltige Dimensionen annehmenden Vorsprünge des Stockes im Laufe weniger Jahre entstehen können.

Die unter 1) bezeichneten »Wuchsformen« ändern an demselben Individuum ab, je nachdem dieses successive frei und in Schluss gestellt wird. Für die einzelnen Arten unserer Waldbäume ist die eine oder die andere Wuchsform Regel, je nachdem dieselben, spontan oder in der Forstcultur, zeitlebens in geschlossenem Bestande zu wachsen pflegen (z. B. Buche, Tanne, Fichte oder sich in späterem Alter licht stellen (z. B. Kiefer, Lärche, Eiche, Erle)[1].

Die Abhängigkeit der mehr conischen oder cylindrischen Gesammtform des Stammes von den erwähnten Verhältnissen ist selbstverständlich. Ebenso ist klar, dass bei den von cylindrisch-conischer Gestalt abweichenden Stämmen exotischer Gewächse, wie den spindel- oder tonnenförmigen von Bombaceen[2] die Progression des jährlichen Zuwachses von unten nach oben eine andere sein muss, als bei unseren Bäumen, sofern jene Form von der Dicke der Holzschichten und nicht von der der Rinden oder Markmassen abhängig ist. In wieweit das eine oder das andere zutrifft, ist für diese Gewächse nicht immer ausgemacht. Die von Mohl als Beispiele tonnenförmiger Stämme citirten Mamillarien z. B. verdanken ihre Gestalt nicht der successiven Zu- und Abnahme der Holzschichten, sondern der Rinden-Parenchymmassen.

---

1) Vgl. R. Hartig, Bot. Ztg. 1870, p. 513.

2) Siehe z. B. die Abbildung von Bombax Munguba, in Martius Fl. Brasil. Tab. physiogn. X.

2. Die Gewebearten des secundären Holzes.

§ 141. Die Gewebearten, aus welchen der secundäre Holzkörper sich aufbaut[1]), gehören der Hauptmasse nach an den Kategorien der Zellen (vgl. p. 7, 122, 127), der Tracheen und der sklerenchymatischen Elemente, speciell Sklerenchymfasern. Sie zeigen theils die charakteristischen anatomischen Eigenschaften und die durch diese bezeichnete Arbeitstheilung streng ausgebildet und durchgeführt; anderntheils aber ist die Arbeitstheilung oft derart eingerichtet, dass ein Element zwar die wesentlichen Eigenschaften und Leistungen einer dieser Gewebearten hat und daher derselben zugerechnet werden muss, an denen einer andern aber ausserdem Theil nimmt.

Bei den vorzugsweise untersuchten, derben, festen Hölzern der Bäume und Sträucher gilt letzteres für alle Formelemente in sofern, als sie — in verschieden hohem Maasse — dickwandig und sklerotisch sind; eine Erscheinung, welche nicht für das secundäre Holz überhaupt, sondern nur für das der bezeichneten »Hölzer« des gewöhnlichen Sprachgebrauchs charakteristisch ist. Bei dem sehr harten Secundärholze von Convolvulus Cneorum z. B. sind alle Elemente der Stränge sowohl wie der Markstrahlen im höchsten Grade sklerotisch; in dem weichen, fleischigen, vorwiegend parenchymatischen des Stammes von Carica, Cheirostemon, vieler saftiger Wurzeln u. s. w. nur einzelne bestimmte Elemente. Im Stamme von Clematis Vitalba nimmt das Parenchym der Markstrahlen an der Sklerose Theil, in dem von Atragene nicht u. s. w.

In manchen Hölzern kann die eine oder die andere Gewebeart fehlen und ihre Leistungen von anderen übernommen werden, wie die unten zu nennenden Beispiele zeigen werden.

§ 142. Die Tracheen des secundären Holzes treten auf theils in der Form von Gefässen, theils als Tracheiden[2]).

Von den nach dem Bau der Wände unterschiedenen Formen der Gefässe sind netzfaserig verdickte in saftigen, weichen Holzkörpern, wie dem Stamme der Papayaceen, vielen fleischigen Wurzeln (§ 159) ausschliesslich oder vorherrschend vorhanden. Weitmaschige Netzgefässe sind ferner für das Holz der Crassulaceen,[3]) auch der hartholzigen Arten, charakteristisch. Netzgefässe finden sich, mit getüpfelten zusammen, bei Caryophylleen und dürften bei krautigen Dicotyledonen, welche weniger untersucht sind, öfter gefunden werden. Das Holz der Mamillarien, von Echinocactus- und Melocactus-Arten enthält nur Spiral- und Ringtracheen, und zwar sowohl Gefässe als Tracheiden; die einen mit schwächerer, im Querschnitt fast isodiametrischer, die anderen mit der p. 163 beschriebenen leistenförmig tief einspringenden Verdickungsfaser. Erstere sind vorherrschend Gefässe; letztere zumeist Tracheiden, jedoch ist eine sichere Scheidung beider wegen der Schwierigkeit, das Vorhandensein

1) Sanio, Ueber die im Winter Stärke führenden Zellen des Holzkörpers. Halle (Linaea) 1858. — Id. Bot. Ztg. 1863, p. 85 ff. Daselbst auch ausführliche Angaben über die ältere Literatur.

2) Vgl. Cap. IV.

3) Vgl. Regnault, Ann. sc. nat. 4. Sér., T. XIV, p. 87.

oder Fehlen der Gefässperforationen zu constatiren, schwer durchführbar. Opuntia- und Cereusarten haben Netzgefässe, zu welchen jene leistenförmig verdickten Tracheen hinzukommen können.

Die beschriebenen Fälle stellen aber Ausnahmen dar gegenüber den bei weitem meisten, zumal baum- und strauchartigen Dicotyledonen. Die Gefässe des Secundärholzes dieser sind Tüpfelgefässe, mit ausser den Tüpfeln theils glatter, theils auf der Innenseite fein spiralfaseriger Wand (vgl. Fig. 205). Die Tüpfel der Gefässe sind mindestens an den Grenzflächen dieser gegen Gefässe oder Tracheiden behoft und correspondirend (vgl. § 38). An den Grenzflächen gegen ungleichnamige Elemente kommt verschiedenes, nachstehend grösstentheils nach Sanio anzugebendes Verhalten vor.

Wo die Tüpfelgefässe an unbehoft getüpfelte Sklerenchymfasern (vgl. § 143) grenzen, kann die Tüpfelung ganz fehlen (Olea europaea, Fuchsia globosa nach Sanio); in den meisten Fällen ist sie vorhanden, die Tüpfel aber immer weniger zahlreich und anders gestaltet als auf den an Tracheen stossenden Flächen. Auf den Grenzflächen gegen unbehoft getüpfelte Fasern sind die Tüpfel der Gefässwand behoft, aber kleiner als an den Gefässgrenzen bei Hedera Helix, Evonymus latifolius, europaeus, Syringa vulgaris; unbehoft bei Sambucus nigra, racemosa, Acer platanoides, Salix acutifolia, hippophaefolia, Populus pyramidalis, Aesculus Hippocastanum, Rhamnus Frangula, Aucuba japonica, Pittosporum Tobira. Die an Parenchym und Faserzellen stossenden Grenzflächen haben theils behofte Tüpfel, theils unbehofte, theils beiderlei. Ersteres z. B. Quercus pedunculata, Diospyros virginiana, Juglans regia, Porlieria hygrometrica, Spartium scoparium, Caragana arborescens, Sophora japonica, Acacia Sophora, Morus alba, Daphne Mezereum, Ribes rubrum, Syringa vulgaris, Casuarina equisetifolia, Hibiscus Rosa sinensis, Paeonia Mutan, Ficus Sycomorus, Olea europaea, Nerium Oleander, Tamarix gallica, Punica Granatum, Justicia carnea; unbehofte Tüpfel: Hedera Helix, Sambucus racemosa, nigra, Aesculus Hippocastanum, Rhamnus Frangula, Syringa Josikaea, Solanum Dulcamara, Populus pyramidalis, Salix hippophaefolia, acutifolia, Vitis vinifera, Magnolia tripetala, acuminata, Hydrangea hortensis; — beiderlei: Bombax Ceiba, Ficus rubiginosa, Jatropha Manihot, Fuchsia globosa, Eugenia australis.

Die an Zellen grenzenden Tüpfel sind meist relativ gross; selten klein und sehr zahlreich (Hydrangea hortensis); wo zweierlei vorkommen, die behoften von den unbehoften öfters auch dem Flächenumriss nach verschieden. Die Tüpfel des Gefässes correspondiren immer mit solchen (und zwar unbehoften) der ungleichnamigen Elemente und zwar so, die der letzteren jedesmal von der Breite des Hofes des Gefässtüpfels.

Als Ausnahme ist zu erwähnen die tüpfelfreie Wand, mit welcher bei Punica Granatum die Gefässe an die Faserzellen grenzen.

Wo die Seitenwände der Gefässglieder ausser der Tüpfelung spiralfaserige Innenschicht haben, sind die Spiralen auf den Grenzflächen gegen Tracheen, mit einer zuletzt zu nennenden Ausnahme, immer vorhanden; in bestimmten Fällen auch auf den Grenzflächen gegen alle übrigen ungleichnamigen Elemente (Tilia parvifolia, Pittosporum Tobira, Prunus domestica, Laurocerasus). In anderen Fällen fehlen die Spiralen an den Grenzflächen gegen Parenchym, während sie an den übrigen vorhanden sind (Amygdalus communis und andere Amygdaleen); oder sie fehlen, wo Gefässe aneinander und an Parenchym grenzen, und sind nur an den Grenzflächen gegen Fasern vorhanden.

Die verschiedenen Formen der Querwandperforation wechseln nach den Einzelfällen (Species).

Die Gefässe sind in den meisten eigentlichen Hölzern relativ zartwandig, selbst in sehr harten Hölzern, manchmal auffallend zart (Camellia japonica). Seltener wird ihre Wanddicke derjenigen der dickwandigsten sie begleitenden Elemente gleich, z. B. Fraxinus excelsior, Ornus, Nerium Oleander, Piperaceen, Convolvulus Cneorum.

Die Tracheiden (Fig. 205) stellen entweder die einzigen trachealen Elemente des Holzes dar (Coniferen, Wintereen), oder kommen zusammen mit

anderen trachealen Organen, speciell Gefässen, vor. Als Tracheiden sind sie in beiden Fällen durch die im Cap. IV bezeichneten Eigenschaften charakterisirt. Ihre Wandstructur ist in dem Falle der Coniferen und Wintereen die von Tüpfelgefässen mit Hoftüpfeln, bei den meisten Taxineen auch Spiralen an der Wandinnenseite. In dem zweiten Falle gilt das Gleiche, mit dem Zusatze, dass sie alsdann den Gliedern der engeren Gefässe desselben Holzes entweder in allen Punkten, mit Ausnahme der Gefässperforation, gleich sind; oder wenigstens die gleichen Hoftüpfel wie die demselben Holze zugehörigen Gefässe besitzen. Bezüglich der spiralig oder ringfaserig verdickten Innenschicht besteht gleichfalls meist Uebereinstimmung mit den zugehörigen Gefässen, jedoch nicht überall: bei Pirus communis, Sorbus Aucuparia, Staphylea pinnata haben die Gefässe Spiralen, die Tracheiden nicht, bei Philadelphus coronarius findet das Umgekehrte statt. Ausnahmsweise findet man in einzelnen Tracheiden mancher Pflanzen vereinzelte, nach innen vorspringende Wandverdickungen in Form stumpf cylindrischer Zapfen oder quer von einer Seite zu andern gehender Balken. Beide Formen wurden von Sanio bei Hippophae rhamnoides, die letztere bei Pinus silvestris [1]), von mir auch bei Drimys Winteri gelegentlich beobachtet. Die Querbalken stehen wenigstens bei Pinus und Wintera in radialer Richtung und setzen sich wie ein einziger durch viele Elemente einer Radialreihe fort. Eigenthümliche Querlinien, welche Sanio an macerirten Tracheiden von Casuarina fand (l. c. p. 117), bedürfen noch der Aufklärung.

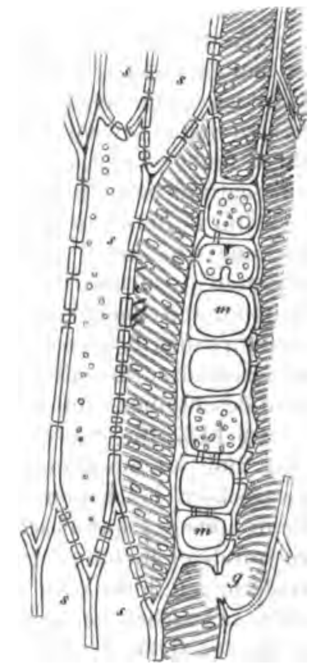


Fig. 205.

Wo die Tracheiden mit Gefässen oder Sklerenchymfasern oder mit beiden zusammen vorkommen, lassen sich in ihrer Gestalt zwei extreme Fälle unterscheiden, nämlich einerseits solche, welche den Gliedern der kleineren Gefässe an Länge und Weite durchschnittlich gleich und mit relativ schwach geneigten Endflächen auf einander gestellt sind; andrerseits länger gestreckte »faserähnliche«, relativ enge, mit lang zugespitzten, zuweilen (Hippophae, Casuarina torulosa, Staphylea pinnata) auch gegabelten Enden zwischen einander und die ungleichnamigen Elemente geschobene.

Fig. 205. Cytisus Laburnum. Tangentialschnitt durch dasselbe Herbstholz wie Fig. 198, p. 479 (375). *s* Ersatzfasern. *m*—*m* Markstrahl; in seiner zweitobersten Zelle eine zapfenförmige Wandverdickung. Der Markstrahl wird links begrenzt von einer unperforirten Tracheide, rechts von einem engen Gefäss, bei *g* Querwandperforation dieses. Von der Tracheide links ist in dem Präparat die nach unten gekehrte Längswand erhalten, die obere bis auf ein kleines Stückchen durch den Schnitt entfernt; von den übrigen Tracheiden und Gefässen ist die nach oben sehende Längswand gezeichnet, und zwar die Spiralfasern in verkehrter Richtung und die in Wirklichkeit behoften Tüpfel mit nur einfachem Contour.

1) Vgl. oben p. 171.

zu beschreibenden kurzzelligen Parenchym der Holzstränge in allen Eigenschaften überein, ausgenommen der Gestalt und der bei manchen Arten nicht rundlichen, sondern spaltenförmigen Form ihrer Tüpfel. Dem Umstande, dass sie das kurzzellige Strangparenchym nicht nur vielfach begleiten, sondern in manchen Hölzern, wie Viscum, Porlieria, Caragana arborescens, Spiraea salicifolia ausschliesslich vertreten, ersetzen, verdankt ihr Name seinen Ursprung.

2. Die kurzen Parenchymzellen des Holzes zeigen einige Verschiedenheiten, je nachdem sie den Holzsträngen oder den Markstrahlen angehören. Hiernach ist das Strangparenchym, gewöhnlich »Holzparenchym« genannt, von dem Strahlenparenchym zu unterscheiden.

Das Strangparenchym ist vorzugsweise bei festen Hölzern untersucht und auf diese beziehen sich die meisten nachstehenden Angaben. Dieselben können übrigens auch, mit selbstverständlichen Modificationen, auf die weichen, fleischigen, saftigen oder wenigstens lockeren Hölzer übertragen werden, welche, wie die Stämme von Papayaceen, Bombax, Chirostemon und viele Wurzeln, vorwiegend aus Parenchymmassen bestehen.

Die Zellen des typischen Strangparenchyms entstehen durch vorwiegend quere Theilungen der gestreckten Gewebemutterzellen in der Cambiumzone. Sie sind dem entsprechend zusammengestellt zu einfachen oder streckenweise mehrfachen Längsreihen, deren jede eine der Mutterzelle ähnliche, etwa spindelförmige Gestalt hat. Diese Gruppirung tritt am auffallendsten hervor, wo sie vereinzelt in ungleichnamigem Gewebe liegen, weniger wo sie miteinander grössere Massen bilden. Die Länge der spindelförmigen Gruppen ist meist geringer als die der Faserzellen, seltener (Vitis) dieser durchschnittlich gleich.

Die Gestalt der einzelnen Zellen ist mehr oder minder längsgestreckt-prismatisch mit horizontalen oder schrägen Endflächen; bei den die Enden einer Gruppe bildenden kommt hierzu selbstverständlich conische Verjüngung. Die an weite Gefässe grenzenden sind häufig in der Richtung des Gefässumfangs plattgedrückt und in die Quere gezogen in Folge der Erweiterung der Gefässglieder auf Kosten ihrer Umgebung (p. 485).

In manchen Fällen sind die Zellen, welche eine Gruppe aneinandergrenzender Gefässe auf entgegengesetzten Seiten umgeben, durch platt röhrenförmige Ausstülpungen ihrer Seitenwand, welche sich zwischen zwei Gefässen eindrängen und mit den Enden auf einander passen, verbunden. Manchmal sind die Ausstülpungen verzweigt, manchmal stumpf geendigt, ohne auf andere zu passen. Die Erscheinung wird von Sanio[1]) wohl zutreffend erklärt aus dem ungleichen Wachsthum und theilweiser Verdrängung ursprünglich zwischen den Anlagen der Gefässe gelegener einfacher Parenchymreihen. Sie kommt vor bei Casuarina, Melaleuca imbricata, Platanus occidentalis, Celtis australis, Ficus Sycomorus, Cordia pallida und besonders bei Tectonia grandis und Avicennia Spec. und ist von Sanio auch an den Ersatzfasern von Porlieria gefunden worden.

Die Wand der Strangparenchymzellen ist in den festeren Hölzern immer mit rundlichen oder elliptischen — nie schmal spaltenförmigen und regelmässig schief gestellten unbehoften Tüpfeln versehen; diese sind an den die Gefässe be-

1) l. c. p. 94, wo weitere Details zu vergleichen.

ist in der Regel homogen, wenigstens ohne auffallend hervortretende feinere Schichtung und Streifung [1]; ihre Stärke im übrigen nach Species und Individuum sehr ungleich. Sie sind in der Regel verholzt. Eine nicht seltene Ausnahme hiervon findet jedoch in sofern statt, als eine ihrer Schichten von augenscheinlich weicher, knorpelig gelatinöser Consistenz und alsdann meist von der Verholzung ausgenommen ist, durch Jodpräparate sofort violett wird. Diese Gallertschicht (vgl. p. 140) ist in der Regel die innerste, sie umgibt das Lumen unmittelbar, entweder als schmaler Saum (Jatropha Manihot, Morus alba), oder gewöhnlich als dicke, wie gequollen aussehende, das Lumen grösstentheils füllende Masse. Selten zeigt eine zwischen verholzten eingeschlossene Schicht die genannte Beschaffenheit; manchmal kommt diese der ganzen, innerhalb der äussersten Grenzschicht (»primären Membran«) gelegenen Wand zu. Endlich ist die gelatinöse Schicht manchmal durch ihre Lichtbrechung unterscheidbar, wird aber durch die Jodpräparate gleich einer verholzten Membran gefärbt. [2])

Das Vorkommen der Gallertschicht ist auffallend unregelmässig. Sanio fand sie zumal bei Leguminosen (Cytisus Laburnum, Sarothamnus, Sophora japonica, Caragana arborescens, Gleditschia triacanthos), wo sie ganz gewöhnlich vorkommt; ferner bei Ulmus suberosa, Celtis australis, Hakea suaveolens, Morus alba, Broussonetia, Ailantus, Fuchsia globosa, Eugenia australis, Castanea, Diospyros virginiana, Corylus avellana, Ostrya virginica, Populus pyramidalis, Betula alba, Alnus glutinosa, Enckea media, Eucalyptus cordata, Calycanthus floridus, Amygdalus communis, Prunus Laurocerasus, Iatropha Manihot, Ficus Sycomorus, und vermuthet ihr weit allgemeineres Vorkommen. Sie ist aber keineswegs den sämmtlichen Fasern dieser Hölzer allgemein eigen, selbst in demselben Jahresring wechseln Stellen, wo sie fehlt, mit solchen, wo sie ist, manchmal kommt sie selten (Betula, Alnus), selbst so vereinzelt vor, dass man ein Holz öfter untersuchen kann, ohne sie zu finden. Ihr Vorkommen oder Fehlen ist ferner an keine bestimmte Specialform der sonstigen Structur oder durchschnittlichen Dicke der Wandung gebunden. Sie kann daher nicht als eine charakteristische Eigenthümlichkeit der Fasern betrachtet werden, um so weniger als sie auch in einzelnen Fällen (Hamamelis, Fagus silvatica, Casuarina) bei solchen Elementen gefunden ist, welche nach ihren übrigen Eigenschaften zu den gefässähnlichen Tracheiden gehören.

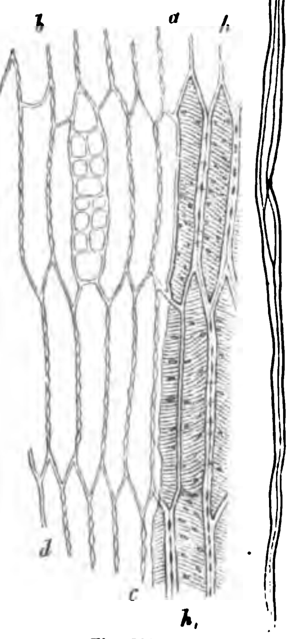


Fig. 206. Fig. 207.

Für Gestalt und Grösse der Fasern gilt im Allgemeinen das oben für die

Fig. 206. Cytisus Laburnum, dreijähriger Ast, während der Winterruhe (März). Tanentialschnitt (145). *a b c d* die an das Herbstholz *h* des vorigen Jahres grenzende Zuwachsnd Cambiumzone, oben einen Markstrahl enthaltend.

Fig. 207. Cytisus Laburnum. Umrisse einer ausgesucht kurzen Holzfaser aus dem jüngen Jahresring desselben Astes, von welchem Fig. 206 stammt. (145).

1) Vgl. Sanio, l. c. p. 105.

2) Ausführlicheres siehe bei Sanio, l. c. p. 103.

einander gleich sind. Ausnahmen hiervon sind nur wenige bekannt. Sanio[1]) fand in den Markstrahlen von Aristolochia Sipho kleinere, feinkörnige Stärke führende Zellen zwischen grösseren leeren, vertrockneten in unregelmässige Netzreihen zusammengestellt, also ein an das Mark der Rosen u. a. erinnerndes Verhalten. In den Markstrahlen von Atragene alpina wechseln von innen nach aussen Ringzonen miteinander ab, von welchen die einen aus wenigen Schichten relativ enger und eng verbundener, die anderen aus etwas grösseren und zu einem unregelmässig grob lacunösen Gewebe verbundenen, im Bau übrigens den engen gleichen Zellen bestehen. Dieser Bau kommt dadurch zu Stande, dass mit jeder Verdickung der Holzstränge der Markstrahl einen Zuwachs erhält, welcher nach Zahl und Grösse seiner Zellen in radialer Richtung zum grössten Theile kleiner bleibt als der der Holzstränge. Einzelne Zellen oder Zellgruppen folgen dem Gesammtzuwachs oder werden in Folge dieses rein mechanisch auseinander gezerrt, um die lacunösen Zonen zu bilden. Im Allgemeinen, jedoch nicht genau, entsprechen jedesmal zwei ungleiche Zonen einem Jahresringe.

Die Zellen des Parenchyms sind auch im Holze wohl immer wenigstens von engen luftführenden Intercellularinterstitien begleitet. In einzelnen unten zu nennenden Fällen umgeben sie weite secretführende Gänge.

§ 145. Andere als die in vorstehenden Paragraphen besprochenen Gewebearten sind in den meisten Hölzern nicht vorhanden oder wenigstens von geringer Bedeutung. Am meisten verbreitet sind krystallführende Schläuche, überall, wo sie vorkommen, Begleiter des Strang- oder Markstrahlparenchyms; z. B. Leguminosen, wie Pterocarpus santalinus, Haematoxylon[2]), Herminiera (p. 145, 147), Vitis u. a.

Milchröhren werden reichlich entwickelt in dem vorwiegend parenchymatischen Holze der Papayaceen. Ihre netzförmig verbundenen Zweige sind hier zwischen den Elementen des Parenchyms verbreitet und mit den Gefässen in Contiguität. In anderen milchsaftführenden Gewächsen treten nur diejenigen Zweige, welche von der Rinde ins Mark verlaufen, durch das secundäre Holz. Sie sind wohl immer früher als dieses, von der primären Gewebedifferenzirung an, vorhanden, und werden von dem Secundärzuwachs nachher umschlossen, jedenfalls auch gedehnt. Wo ein solcher durchtretender Zweig an Holzfasern grenzt, sind diese nicht selten dem Verlaufe dieses folgend nach innen gebogen, wie in Fig. 190, p. 453 durch die schräge Schraffirung angedeutet ist. Vgl. auch Cap. VI und XII.

Die in den § 141—145 gegebene Classification der Formbestandtheile des secundären Holzes gründet sich auf diejenige, welche Sanio, im Anschluss an T. Hartig,[3]) in seinen oben, p. 493 citirten fundamentalen Arbeiten gegeben hat. Sie entfernt sich aber von derselben in einigen Punkten. Sanio unterscheidet, absehend von den Markstrahlen, für die Holzstränge folgendermassen:

I. Parenchymatisches System:
  1. Holzparenchym,
  2. Holzparenchymersatzfasern.
II. Bastfaserähnliches System:
  3. Einfache ungetheilte bastartige Holzzellen oder Holzfasern: Libriform,
  4. Gefächertes Libriform.

---

1) l. c. p. 127.
2) Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, 176, 188.
3) Vgl. besonders Bot. Ztg. 1859, p. 92.

vor, durch diese ist die Sonderung geboten, und von ihnen ausgehend kann sie auch in minder deutlichen Fällen durchgeführt werden.

§ 144. Die Zellen des secundären Holzes sind ihrer Gestalt nach in Faserzellen und kurze Parenchymzellen zu unterscheiden.

1. Die Faserzellen sind von gleicher oder ähnlicher Gestalt wie die Holzfasern. Sie gehen gleich diesen aus der Längstheilung einer gestreckt spindelförmigen Gewebemutterzelle der Cambiumzone, ohne Quertheilungen, hervor. Bei den dickwandigen Formen kann nachträglich, in derselben Form wie bei den gekammerten Sklerenchymfasern (p. 241), eine Abtheilung des Lumens in Fächer, durch dünne Querwände eintreten: gefächerte Faserzellen.

Die in Rede stehenden Elemente sind, dem Gesagten zufolge, Cambiumproducte, in welchen die Zellenqualitäten dauernd bleiben, oder langsam erlöschen. In ihren übrigen Eigenschaften schliessen sie sich anderen Holzelementen nahe an, und zwar einerseits den Holzfasern, andrerseits dem kurzzelligen Parenchym. Von den hieraus sich ergebenden zwei Unterformen sei die erste Faserzellen katexochen, die zweite mit dem Sanio'schen Namen Ersatzfaserzellen bezeichnet.

a. Erstere stimmen in Gestalt und Wandstructur mit den Holzfasern überein, sie nehmen hiernach an den Leistungen dieser jedenfalls Theil und können allmählich vollständig in sie übergehen. Sie unterscheiden sich von ihnen durch die Beschaffenheit des Inhalts. Dieser führt fast immer Amylum (vgl. p. 122): bei Spiraea salicifolia fand Sanio Spuren von Chlorophyll; reichlicher tritt dieses in den gefächerten Faserzellen des jährigen Holzes von Vitis vinifera und Centradenia grandifolia auf. Gerbstoff ist enthalten in den Faserzellen von Vitis und, spurweise, von Syringa vulgaris, während er ihnen in den übrigen untersuchten Hölzern auch da fehlt, wo er anderen Zellen zukömmt.

Im Holze von Punica Granatum, dessen sämmtliche Elemente mit Ausnahme der Gefässe von Amylum erfüllt sind,[1] sind die in den Faserzellen enthaltenen Körner durchschnittlich beträchtlich grösser als die der übrigen Zellen.

Ausser den schon genannten Pflanzen kommen amylumhaltige Faserzellen vor im Holze von Berberis vulgaris, Mahonia aquifolium, Begonia muricata, angularis, Sambucus nigra, racemosa, Cheiranthus Cheiri, Salix cinerea (Wurzel), Ligustrum vulgare, Syringa vulgaris, Clematis Vitalba, Acer-Arten, Vitis vinifera, Celastrus scandens, Evonymus europaeus, latifolius, Hedera Helix, Acacia floribunda, Robinia pseudacacia, Ficus elastica, rubiginosa, Sycomorus, Rhus Toxicodendron, Tamarix gallica; wenig körnigen Inhalt führende bei Ephedra. —

Gefächerte Faserzellen fanden sich ausser den schon genannten Pflanzen bei Coleus Macraei, Hydrangea hortensis, Fuchsia globosa, Aucuba japonica, Celastrus scandens, Evonymus latifolius, europaeus, Spiraea salicifolia, chamaedryfolia, Ceratonia, Hedera Helix, Pittosporum Tobira, Eugenia australis, Rubus Idaeus, Justicia carnea, Ficus Sycomorus, rubiginosa, elastica, Bignonia capreolata, Tectonia grandis, Rhus Cotinus, Toxicodendron; und zwar sind entweder die ungefächerten vorherrschend: z. B. Spiraea salicifolia, oder die gefächerten: z. B. Vitis, Hedera, Punica. Amylum ist in den gefächerten Zellen immer gefunden worden, wenn auch, mit Ausnahme von Punica und Ceratonia, in geringer Menge. Nur für Justicia carnea gibt Sanio an, dass er die Zellen »wohl abnormer Weise« lufthaltig fand.

b. Sanio's Ersatzfaserzellen (Fig. 205, p. 495) stimmen mit dem alsbald

1) A. Braun, l. c., vgl. p. 485.

zu beschreibenden kurzzelligen Parenchym der Holzstränge in allen Eigenschaften überein, ausgenommen der Gestalt und der bei manchen Arten nicht rundlichen, sondern spaltenförmigen Form ihrer Tüpfel. Dem Umstande, dass sie das kurzzellige Strangparenchym nicht nur vielfach begleiten, sondern in manchen Hölzern, wie Viscum, Porlieria, Caragana arborescens, Spiraea salicifolia ausschliesslich vertreten, ersetzen, verdankt ihr Name seinen Ursprung.

2. Die kurzen Parenchymzellen des Holzes zeigen einige Verschiedenheiten, je nachdem sie den Holzsträngen oder den Markstrahlen angehören. Hiernach ist das Strangparenchym, gewöhnlich »Holzparenchym« genannt, von dem Strahlenparenchym zu unterscheiden.

Das Strangparenchym ist vorzugsweise bei festen Hölzern untersucht und auf diese beziehen sich die meisten nachstehenden Angaben. Dieselben können übrigens auch, mit selbstverständlichen Modificationen, auf die weichen fleischigen, saftigen oder wenigstens lockeren Hölzer übertragen werden, welche, wie die Stämme von Papayaceen, Bombax, Chirostemon und viele Wurzeln, vorwiegend aus Parenchymmassen bestehen.

Die Zellen des typischen Strangparenchyms entstehen durch vorwiegend quere Theilungen der gestreckten Gewebemutterzellen in der Cambiumzone. Sie sind dem entsprechend zusammengestellt zu einfachen oder streckenweise mehrfachen Längsreihen, deren jede eine der Mutterzelle ähnliche, etwa spindelförmige Gestalt hat. Diese Gruppirung tritt am auffallendsten hervor, wo sie vereinzelt in ungleichnamigem Gewebe liegen, weniger wo sie miteinander grössere Massen bilden. Die Länge der spindelförmigen Gruppen ist meist geringer als die der Faserzellen, seltener (Vitis) dieser durchschnittlich gleich.

Die Gestalt der einzelnen Zellen ist mehr oder minder längsgestreckt-prismatisch mit horizontalen oder schrägen Endflächen; bei den die Enden einer Gruppe bildenden kommt hierzu selbstverständlich conische Verjüngung. Die an weite Gefässe grenzenden sind häufig in der Richtung des Gefässumfangs plattgedrückt und in die Quere gezogen in Folge der Erweiterung der Gefässglieder auf Kosten ihrer Umgebung (p. 485).

In manchen Fällen sind die Zellen, welche eine Gruppe aneinandergrenzender Gefässe auf entgegengesetzten Seiten umgeben, durch platt röhrenförmige Ausstülpungen ihrer Seitenwand, welche sich zwischen zwei Gefässen eindrängen und mit den Enden auf einander passen, verbunden. Manchmal sind die Ausstülpungen verzweigt, manchmal stumpf geendigt, ohne auf andere zu passen. Die Erscheinung wird von Sanio[1]) wohl zutreffend erklärt aus dem ungleichen Wachsthum und theilweiser Verdrängung ursprünglich zwischen den Anlagen der Gefässe gelegener einfacher Parenchymreihen. Sie kommt vor bei Casuarina, Melaleuca imbricata, Platanus occidentalis, Celtis australis, Ficus Sycomorus, Cordia pallida und besonders bei Tectonia grandis und Avicennia Spec. und ist von Sanio auch an den Ersatzfasern von Porlieria gefunden worden.

Die Wand der Strangparenchymzellen ist in den festeren Hölzern immer mit rundlichen oder elliptischen — nie schmal spaltenförmigen und regelmässig schief gestellten unbehoften Tüpfeln versehen; diese sind an den die Gefässe be-

1) l. c. p. 94, wo weitere Details zu vergleichen.

rührenden Seiten gewöhnlich grösser als an den übrigen, wovon jedoch Ausnahmen vorkommen (Betula alba). Die Tüpfelung geht ringsum, auch über die queren Wände, und diese sind — zum Unterschied von den gefächerten Faserzellen — den seitlichen, oder den dünnern seitlichen gleich stark. Die Wände sind allerdings im fertigen Zustande verholzt, von denen der Tracheen und Fasern des gleichen Holzes aber regelmässig durch geringere Dicke unterschieden. Ausnahmen von dieser Regel sind sehr selten: Magnolia acuminata und tripetala, Liriodendron tulipifera, Gymnocladus canadensis, Amorpha fruticosa, bei welchen die radialen Wände der im Herbstholze gelegenen Holzparenchymzellen nicht unbeträchtlich verdickt sind. Spiral- oder Ringfasern fehlen immer. Das Strangparenchym der weichen, fleischigen Hölzer ist von dem bisher beschriebenen allgemein nur durch gewöhnlich grössere Zellen und schwächere Wandverdickung verschieden.

Der Zellinhalt ist durch die Bezeichnung Parenchym im allgemeinen charakterisirt. In den meisten festen Hölzern sind die periodisch, während der Winterruhe aufgespeicherten Stärkekörner der Hauptinhalt; Chlorophyll und Gerbstoff kommen hie und da vor, ersteres z. B. im Holze von Cobaea scandens.

Das Parenchym der Markstrahlen besteht bei den weitaus meisten secundären Hölzern aus Zellen, welche im Wesentlichen die Eigenschaften des zugehörigen Strangparenchyms haben, ohne allerdings diesem jedesmal genau gleich zu sein. Bei den nicht fleischig saftigen Hölzern sind die Wände der Markstrahlzellen in der Regel auch gleich denen des Holzparenchyms verholzt. Ausnahmen hiervon finden sich bei manchen Schling- und Kletterpflanzen, wo die Markstrahlzellen unverholzt, zart, nachgiebig gegen Druck und Zug bleiben, z. B. Menispermum canadense, Aristolochien, Atragene alpina. Wie wenig diese Erscheinung jedoch für Pflanzen bezeichneter Lebensweise allgemein Geltung hat, zeigen die verholzten Markstrahlen der mit Atragene in jeder Beziehung so nahe übereinstimmenden Clematis Vitalba.

Die Gestalt der Markstrahlzellen ist meist die eines rechteckigen Prismas, oft mit gerundeten Kanten, etwa einem Ziegelstein vergleichbar; bei schmalen, eine enge Masche zwischen Holzsträngen ausfüllenden Markstrahlen sind die die Winkel der Masche einnehmenden Zellen diesen entsprechend ausgekeilt. Meistens sind die Zellen nach einer Richtung vorherrschend gestreckt und mit ihrem grössten Durchmesser entweder horizontal-radial gerichtet, liegend, oder aufrecht, mit verticalem grösstem Durchmesser. Ersteres ist bei weitem der häufigste Fall. Aufrecht stehende finden sich z. B. bei Asclepiadeen (Periploca, Hoja, Asclepias curassavica), Nerium, Drimys Winteri, Medinilla farinosa. In den Markstrahlen von Camellia japonica sind die Zellen gruppenweise liegend und aufrecht. Markstrahlen mit liegenden Zellen sind auf Durchschnitten immer vom Strangparenchym, auch wo sie dieses durchziehen, leicht zu unterscheiden, weil die Längsdurchmesser von beiderlei Zellen sich kreuzen; bei aufrechten ist diese Unterscheidung wegen der gleichen Richtung der Längsdurchmesser oft minder einfach.

Ueber den Bau der Markstrahlzellen liegen allerdings erst wenige eingehende Untersuchungen vor und werden noch mancherlei Einzelheiten zu finden sein. Auf Grund des Vorliegenden lässt sich jedoch aussagen, dass die Zellen eines Markstrahls in der Regel bis auf irrelevante, zum Theil aus dem Gesagten sich von selbst ergebende Differenzen unter-

einander gleich sind. Ausnahmen hiervon sind nur wenige bekannt. Sanio[1]) fand in den Markstrahlen von Aristolochia Sipho kleinere, feinkörnige Stärke führende Zellen zwischen grösseren leeren, vertrockneten in unregelmässige Netzreihen zusammengestellt, also ein an das Mark der Rosen u. a. erinnerndes Verhalten. In den Markstrahlen von Atragene alpina wechseln von innen nach aussen Ringzonen miteinander ab, von welchen die einen aus wenigen Schichten relativ enger und eng verbundener, die anderen aus etwas grösseren und zu einem unregelmässig grob lacunösen Gewebe verbundenen, im Bau übrigens den engen gleichen Zellen bestehen. Dieser Bau kommt dadurch zu Stande, dass mit jeder Verdickung der Holzstränge der Markstrahl einen Zuwachs erhält, welcher nach Zahl und Grösse seiner Zellen in radialer Richtung zum grössten Theile kleiner bleibt als der der Holzstränge. Einzelne Zellen oder Zellgruppen folgen dem Gesammtzuwachs oder werden in Folge dieses rein mechanisch auseinander gezerrt, um die lacunösen Zonen zu bilden. Im Allgemeinen, jedoch nicht genau, entsprechen jedesmal zwei ungleiche Zonen einem Jahresringe.

Die Zellen des Parenchyms sind auch im Holze wohl immer wenigstens von engen luftführenden Intercellularinterstitien begleitet. In einzelnen unten zu nennenden Fällen umgeben sie weite secretführende Gänge.

§ 145. Andere als die in vorstehenden Paragraphen besprochenen Gewebearten sind in den meisten Hölzern nicht vorhanden oder wenigstens von geringer Bedeutung. Am meisten verbreitet sind k r y s t a l l f ü h r e n d e S c h l ä u c h e, überall, wo sie vorkommen, Begleiter des Strang- oder Markstrahlparenchyms z. B. Leguminosen, wie Pterocarpus santalinus, Haematoxylon[2]), Herminiera (p. 145, 147), Vitis u. a.

M i l c h r ö h r e n werden reichlich entwickelt in dem vorwiegend parenchymatischen Holze der Papayaceen. Ihre netzförmig verbundenen Zweige sind hier zwischen den Elementen des Parenchyms verbreitet und mit den Gefässen in Contiguität. In anderen milchsaftführenden Gewächsen treten nur diejenigen Zweige, welche von der Rinde ins Mark verlaufen, durch das secundäre Holz. Sie sind wohl immer früher als dieses, von der primären Gewebedifferenzirung an, vorhanden, und werden von dem Secundärzuwachs nachher umschlossen, jedenfalls auch gedehnt. Wo ein solcher durchtretender Zweig an Holzfasern grenzt, sind diese nicht selten dem Verlaufe dieses folgend nach innen gebogen wie in Fig. 190, p. 453 durch die schräge Schraffirung angedeutet ist. Vgl. auch Cap. VI und XII.

Die in den § 141—145 gegebene Classification der Formbestandtheile des secundären Holzes gründet sich auf diejenige, welche Sanio, im Anschluss an T. Hartig,[3]) in seiner oben, p. 493 citirten fundamentalen Arbeiten gegeben hat. Sie entfernt sich aber von derselben in einigen Punkten. Sanio unterscheidet, absehend von den Markstrahlen, für die Holzstränge folgendermassen:

I. Parenchymatisches System:
 1. Holzparenchym,
 2. Holzparenchymersatzfasern.
II. Bastfaserähnliches System:
 3. Einfache ungetheilte bastartige Holzzellen oder Holzfasern L i b r i f o r m,
 4. Gefächertes Libriform.

---

1) l. c. p. 127.
2) Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, 176, 188.
3) Vgl. besonders Bot. Ztg. 1859, p. 92.

III. **Tracheales System:**
5. Tracheiden,
6. Gefässe.

Sein System II umfasst sowohl unsere Holzfasern als auch unsere Faserzellen, beide werden nach ihrer Gestalt und Wandstructur zusammengestellt und auf den Inhalt ein Hauptgewicht nicht gelegt. Die Ersatzfasern werden, ebenfalls auf Grund der Wandstructur, von den Faserzellen getrennt und mit dem Strangparenchym in die Kategorie I gestellt. Die übrige Eintheilung ist der unserigen gleich. Sobald es sich um nichts weiter handelt, als um eine übersichtliche Ordnung der Gewebeformen in dem secundären Holz, ist Sanio's Eintheilung ohne Zweifel so übersichtlich, vielleicht übersichtlicher als die unsrige. Beide leiden auch an demselben Mangel, dass nämlich die unterschiedenen Kategorien nicht überall scharf getrennt werden können, dass insonderheit, wie oben mehrfach hervorgehoben wurde, Intermediärformen zwischen Fasern und Tracheiden u. s. f. vorkommen. Nach beiden ist jedoch in jedem Einzelfalle die Orientirung an der Hand des aufgestellten Schema ausführbar. Es würde daher hier kein Grund vorliegen, an der Sanioschen Eintheilung Aenderungen vorzunehmen, wenn es sich nicht auch wesentlich darum handelte, den Gewebearten des secundären Holzes unter den in der Pflanze überhaupt, auch ausserhalb des secundären Holzes unterschiedenen ihren Platz anzuweisen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Elemente des secundären Holzes keine Organe sui generis sind, sondern den Gewebearten angehören, welche in diesem Buche bezeichnet sind als Tracheen, Sklerenchymfasern und Zellen; letztere von den anderen ausgezeichnet durch den dauernden Protoplasmagehalt, oder in zweifelhaften Fällen durch periodisch wechselnde Amylumaufspeicherung (vgl. p. 7, 122). Es ist auch in den vom secundären Holze bekannten Erscheinungen, wie ich glaube, kein Grund gegen die in diesem Buche durchgeführte Haupteintheilung der Gewebearten enthalten, denn das Vorkommen intermediärer Erscheinungen kann nicht als Argument gegen die Unterscheidung typischer gelten. Diesen Thatsachen gegenüber war es aber nothwendig, die von anderen Anschauungen ausgehende Sanio'sche Eintheilung in einigen Punkten zu verlassen.

Ich gebe gern zu, dass die scharfe Sonderung der Zellen von den anderen Elementen für die Praxis der Beschreibung oder Bestimmung von Hölzern oft unbequem ist, denn es gelingt nicht immer leicht, die Zellenqualität zu constatiren. In den meisten Fällen ist allerdings der Stärkegehalt ein sicheres Merkmal, sowohl bei frischem als bei trockenem Holze. Fehlt dieser aber, so ist in letzterem die Entscheidung oft nicht oder nur sehr schwer möglich. In dem trocken aufbewahrten Holze von Cobaea z. B. ist es kaum sicher entscheidbar, ob die zahlreich vorhandenen, netzförmig-grosstüpfeligen Elemente kurze Tracheiden oder Parenchymzellen sind, denn sie gleichen ihrer Wandstructur nach Netztracheen, welche ja vorkommen könnten, und aller geformte Inhalt ist unkenntlich geworden. In der frischen Pflanze lassen sie dagegen, bis mindestens ins dritte Jahr, durch grosse Chlorophyllkörner ihren Protoplasmagehalt und damit ihre Zellenqualität erkennen. Erfahrungen dieser Art sind, wie gesagt, unbequem, auf der anderen Seite allerdings auch instructiv, weil sie auf die Nothwendigkeit hinweisen, die Hölzer mehr, als gewöhnlich geschieht, im frischen lebenden Zustand zu untersuchen. Einen ernsthaften Grund gegen die getroffene Eintheilung würden sie aber nur dann enthalten, wenn die Aufgabe der Holzanatomie in der Construction eines bequemen »Schlüssels« für Beschreibung und Bestimmung zu suchen wäre.

3. Vertheilung der Gewebe im Holzkörper.

§ 146. Die Vertheilung der Gewebe im Holze und der aus ihr resultirende Bau dieses ist, bis auf bestimmte, nachher besonders zu erörternde Differenzen, in den successiven Jahresringen die gleiche, es kann daher zunächst der einzelne Jahresring betrachtet werden. Für die wenigen Fälle ohne Jahresringe bezieht sich die Darstellung auf den gesammten Holzring.

Wie schon öfters hervorgehoben, treten fast immer auf den ersten Blick abwechselnde Radialstreifen ungleichen Baues hervor: 1) Die Markstrahlen und 2) die Holzstränge. Hiernach ist die Haupt- Eintheilung der Betrachtung

zu treffen. Findet jene Abwechslung ungleicher Radialstreifen nicht statt, wie in den p. 472 genannten Fällen, und manchen unten zu besprechenden fleischigen Wurzeln, so ist der gesammte secundäre Holzkörper als ein einziger cylindrischer Holzstrang zu betrachten.

a. Markstrahlen und Markflecke.

§ 147. In den vorzugsweise untersuchten Hölzern kommt jeder Zone eine grosse Zahl von Markstrahlen verschiedener Ordnung zu. Da ihrer immer neue secundäre entstehen in dem Maasse als der Holzkörper dicker wird, so steigt ihre Zahl mit den successiven Schichten. Und da ferner ihre Grösse in den successiven Schichten entweder annähernd eine gleiche bleibt oder doch wenigstens in weit geringerm Maasse zunimmt als die Zahl, so darf wohl angenommen werden, dass das Verhältniss zwischen dem von ihnen und dem von den Holzsträngen eingenommenen Raume in allen successiven Schichten annähernd das gleiche bleibt. Im Einklang hiermit steht die Wahrnehmung, dass bei sehr geringer Vermehrung der Markstrahlen eine besonders auffallende Verbreitung der ursprünglichen auftritt; z. B. Atragene. Nähere Untersuchungen über dieses Verhältniss liegen nicht vor.

Die Zahl der Markstrahlen in der Querschnittsfläche steht anscheinend etwa im umgekehrten Verhältniss zu ihrer Grösse, d. h. Breite und wohl auch Höhe. Nördlinger[1]) hat eine grosse Menge von Zählungen vorgenommen, welche allerdings nach seinem eigenen Urtheil, der erheblichen Schwierigkeiten halber, für die markstrahlreichen Hölzer nicht genau zuverlässig, auch beliebigen Jahresringen entnommen sind, immerhin jedoch bestimmte Verhältnisszahlen ergeben für die nach den einzelnen Arten grossen Verschiedenheiten. Er gibt z. B. an, auf eine Breite von 5 Millim. für: Aristolochia Sipho 9, Clematis Vitalba 10, Cytisus Laburnum 19, Robinia pseudacacia 20, Acer pseudoplatanus 33, Abies pectinata 37, Abies excelsa 44, Acer platanoides 47, Acer saccharinum 53, Quercus pedunculata 64, Alnus glutinosa 78, Aesculus rubicunda 84, Evonymus europaeus, Punica Granatum 105, Rhododendron maximum 140 (die höchste bestimmte Ziffer). Die durchschnittliche Breite eines Markstrahles wechselt nach den Arten, Nördlinger's Messungen (l. c.) zufolge, zwischen 1^{mm} (Quercus Cerris) und $0,015^{mm}$ (Aesculus, Buxus, Castanea, Evonymus europaeus, Hamamelis, Juniperus communis, virginiana, Koelreuteria, Ligustrum vulgare etc. Etwa $0,025^{mm}$ beträgt sie nach demselben Autor z. B. bei Abies pectinata, Pinus, Larix, Taxus baccata, Syringa vulgaris etc; etwa $0,05^{mm}$ bei Acer pseudoplatanus, dasycarpum, Juglans, Robinia pseudacacia, Sambucus nigra etc; etwa $0,1^{mm}$ bei Ailantus, Alnus incana, Cytisus Laburnum, Gleditschia, Platanus acerifolia u. s. w. Ob die Messungen an zur Feststellung genauer absoluter Ziffern hinreichend dünnen Schnitten angestellt sind, mag unentschieden bleiben.

Nicht minder nach Arten wechselnd, in den vorliegenden Untersuchungen aber weit weniger berücksichtigt als die Breite ist die Höhe der Markstrahlen. Bei den Hölzern ohne, auch bei Clematis mit je einem Zwischenbündel ist sie für die primären Strahlen der der Internodien gleich, also = 100, 200^{mm}; bei den

---

1) Querschnitte von Holzarten, Band 2, p. 5.

kleinsten, nur 1—2 Zellen hohen Secundärstrahlen der Abietineen kaum über 0,025mm.

Besser als nach absolutem Maasse bestimmen sich die Grössenverhältnisse nach der Zahl der den Markstrahl der Breite und Höhe nach zusammensetzenden Zellen, resp. Zellschichten. Die unter 0,025mm breiten sind wohl sämmtlich nur eine (höchstens in der Mitte 2 bis wenige) Zellen breit, nach dem Tangential- und Querschnitt also »einreihig«, z. B. bei fast allen Coniferen und den schmalsten obigen Beispielen überhaupt; breitere immer entsprechend mehr- bis vielreihig. Aehnliches gilt selbstverständlich für die Höhenverhältnisse und auch hier beträgt die Zellenzahl je nach dem Einzelfall sehr hohe Ziffern bis hinab zu 1—2.

Markstrahlen von zweierlei Grössen, mit welchen gewöhnlich auch Differenzen des Baues im Einzelnen verbunden sind, kommen bestimmten Hölzern zu; z. B. die unten zu beschreibenden, nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Harzgangs verschiedenen bei den Abietineen; breite hohe vielreihige und dazwischen zahlreiche niedrige einreihige bei Quercus, Fagus; kleine, in der Mitte dreireihige secundäre zwischen den viel grösseren primären bei Casuarina[1]. u. s. w.

Die Markstrahlen füllen, scharf abgegrenzt, genau die Maschen zwischen den bogig um sie herumlaufenden Holzsträngen aus. Eine Ausnahme hiervon beschreibt Schacht[2]) für das Wurzelholz von Araucaria brasiliensis, in welchem die einreihigen aus unregelmässig buchtigen Zellen bestehenden Strahlen durch Reihen ebensolcher Zellen verbunden sind, welche zwischen den Tracheiden der Holzstränge senkrecht von einem Strahl zu einem darüber oder darunter stehenden laufen. Eine weitere Ausnahme bilden die unten zu beschreibenden Markflecke. Die Markstrahlen bestehen in den weitaus meisten Fällen nur aus Parenchym. Sie stellen mit einander in vielen Hölzern die Hauptmasse des zwischen den übrigen Elementen allenthalben vertheilten parenchymatischen Gewebes dar, in manchen (Wintereen) ist dieses durch sie allein, in vielen andern (Coniferen) wenigstens ganz vorzugsweise vertreten. Das saftige Parenchym, welches den Holzkörper des Stammes von Carica und Vasconcella zum grössten Theil aufbaut, wird seiner Hauptmasse nach von den grosszelligen, breiten und hohen Markstrahlen gebildet.

Ausnahmen von diesem rein parenchymatischen Bau kommen selten vor. Als solche sind zunächst zu nennen die Markstrahlen vieler Abietineen — alle untersuchten Arten von Pinus im engern Sinne, Cedrus, Larix, Tsuga canadensis, Abies excelsa, balsamea — und von Sciadopitys, welche aus zweierlei Elementen bestehen, nämlich Parenchymzellen und diesen ähnlich gestalteten, von Hartig[3]) als »Fasern« unterschiedenen Tracheiden.

Von den Abietineen haben die Kiefern (Pinus), Fichten (Picea excelsa), Larix und Pseudotsuga zweierlei Markstrahlen: grössere, welche in ihrer vielschichtigen Mitte einen horizontal bis in den Bast verlaufenden, mit anderen Gängen des Holzes und Bastes nicht in Communication stehenden Harzgang enthalten[4]), und kleinere einschichtige, meist auch

1) Vgl. Göppert, Linnaea Bd. XV, 747. — Löw, Diss. de Casuarinearum . . . structura, Berl. 1865.
2) Bot. Ztg. 1862, p. 412, Taf. XIII, 15.
3) Forstl. Culturpfl. p. 13, Taf. V. Vgl. auch dessen Jahresber. (1837) p. 145.
4) Hartig, Naturgesch. d. forstl. Culturpfl. p. 95, Taf. 5. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1859, p. 334.

nur wenige (1—12) Zellen (resp. Elemente) hohe, des Harzgangs entbehrende. Die übrigen genannten Bäume haben nur einerlei Markstrahlen und zwar von der letzterwähnten Beschaffenheit, selten die angegebene Höhe und Breite überschreitend; — bei Cedrus werden sie bis 50 Zellen hoch und in der Mitte manchmal mehr als eine Zelle breit. Bei den oben zuerst genannten Arten nun besteht der Markstrahl erstlich aus ziemlich langgestreckten prismatischen, liegenden Zellen, welche auf den Grenzflächen gegeneinander und gegen die Holzstrangtracheiden je nach der Species mehrere oder einen grossen unbehoften Tüpfel haben; — in letzterem Falle eigentlich, wenigstens bei Pinus silvestris, ungetüpfelt sind, insofern Verdickung und Tüpfel streng genommen nur der Tracheide angehören[1]).

Zu diesen Markstrahlzellen kommen zweitens ihnen ähnlich gestaltete und liegende Tracheiden. Die Wände dieser haben, wo sie an gleichnamige und an Strangtracheiden grenzen, Hoftüpfel von geringerer Grösse als die der letzteren; ausserdem bei manchen Pinus-Arten (z. B. P. silvestris, Laricio) und Sciadopitys auf ihrer oberen und unteren Seite unregelmässige, wie Zacken nach innen vorspringende Verdickungsleisten; nach den Zellen des Markstrahls zu nur höchst spärliche, kleine, so viel ich bei P. silvestris sehen konnte unbehofte Tüpfel. Von den radialen Reihen, aus welchen der Markstrahl besteht, wird jede, soweit die Untersuchungen reichen, von einem dieser zweierlei Elemente ausschliesslich gebildet, und zwar besteht bei einem mehr als zwei Elemente hohen Strahle immer der obere und untere ausgekeilte Rand aus einer bis drei Tracheidenreihen. In der Mitte des Markstrahls liegen dann entweder nur Zellreihen oder auch, mit diesen abwechselnd, Tracheidenreihen. Beispielsweise in folgendem Verhältniss von oben nach unten (oder umgekehrt) aufeinander folgend, wenn die römischen Zahlen die Tracheiden-, die anderen die Zellenreihen, die Buchstaben a), b) etc. die einzelnen untersuchten Markstrahlen angeben.

Pinus silvestris, Stammholz; a) II, 4, I, 1, II. b) I, 2, I, 3, I. c) I, 3, IV, 3 II. d) I, 2, I. e) II, 4, I, u. s. f.

Larix europea, Stamm: a) I, 1, II, 6, I. b) I, 1, IV, 9, I. c) I, 14, I etc.

Kleine, nur zwei Elemente hohe Markstrahlen sind bei P. silvestris oft aus Tracheiden allein zusammengesetzt.[2])

Der zweite Ausnahmefall von dem gewöhnlichen, rein parenchymatischen Bau, findet sich bei manchen schwach holzbildenden Pflanzen und besteht darin, dass der Markstrahl nicht aus Parenchym, sondern aus gestreckten, sklerotischen Faserzellen gebildet wird. Er ist zunächst beobachtet in den ausdauernden Stämmen der suffrutescenten Begonien[3]), z. B. B. angularis, muricata, Hügelii. Die sehr grossen und breiten Markstrahlen des secundären Holzes bestehen hier aus aufrechten, sehr langgestreckten Zellen, welche mit schrägen, selbst spitzen, zuweilen auch stumpfen Endflächen, sehr ähnlich den Cambiumzellen der Holzstränge übereinander stehen und erheblich dicke, verholzende sklerotische Wände mit kleinen Tüpfeln erhalten. Die Zellen führen spärlichen Inhalt, manchmal selbst Amylum. Die breiten Markstrahlen bilden mit einander einen derben Ring, in welchen die relativ kleinen Holzstränge eingepasst sind.

Ein ähnlicher Bau kommt bei manchen krautigen Umbelliferenstengeln, Chaerophyllum, Myrrhis, Seseli, Daucus, Eryngium vor[4]), ist jedoch hier mit Bezug auf einige von Jochmann angeregte Zweifel noch näher zu untersuchen und dürfte sich bei krautigen Dicotyledonen öfters finden. Von den Fällen, welche

---

1) Siehe Fig. 58, p. 166. Ferner: Hofmeister, Pflanzenzelle p. 175. — Sanio, in Pringsh. Jahrb. VIII.

2) Weitere Einzelheiten s. bei Kraus, Bau d. Nadelhölzer, Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. V. — Göppert, Monogr. d. fossilen Coniferen, Harlem 1850. Abbildungen besonders bei Göppert, l. c., auch bei Schacht, Baum, 1. Aufl. p. 202; Lehrbuch, I, 233. —

3) Hildebrand, Begoniaceen-Stämme p. 24.

4) Jochmann, Umbelliferarum structura, p. 10.

Schwendener (Mechan. Princip, p. 148, sub 3.) anführt, gehören vielleicht Tropaeolum, Impatiens, Centranthus, Cachrys hierher, die übrigen nicht.

Jedenfalls stellen die gesammten Ausnahmefälle der letztgenannten Kategorie Uebergangsformen dar zu jenen p. 472 genannten, wo eine scharfe seitliche Begrenzung distincter Holzstränge durch ungleichartig gebaute Radialstreifen fehlt, Markstrahlen also gar nicht unterschieden werden können; sei es dass nur die grossen Markstrahlen ausbleiben und später kleine secundäre auftreten, wie bei Ephedra und Cobaea, sei es dass die Strahlen aller Grade jederzeit fehlen, wie bei den Crassulaceen, Centradenia, Rumex Lunaria, Campanula Vidalii.

§ 148. Gleichsam als locale Hypertrophien der Markstrahlen treten an manchen Hölzern, z. B. constant an Alnus- und Sorbus-Arten, Anhäufungen parenchymatischer Zellen auf, welche T. Hartig zuerst als Zellgänge, Nördlinger später als Markflecke, Rossmässler als Markwiederholungen beschrieben hat. Nach dieser Autoren und Kraus' [1]) Untersuchungen treten diese Bildungen im Querschnitt auf in Form länglicher Flecke, meist in der Aussenseite, doch auch nicht selten inmitten eines Jahresringes, mit ihrem grössten Durchmesser der Peripherie des Ringes folgend, manchmal als grössere, 90° und mehr erreichende Ringstücke. In senkrechter Richtung verbreiten sie sich gangartig auf mehrere Fuss lange Strecken, theils blind endigend, theils hie und da verzweigt, in unregelmässigem Verlaufe nicht selten einander kreuzend. Dem blossen Auge fallen sie oft, z. B. bei genannten Bäumen, durch braune Färbung auf; in andern Fällen sind sie farblos, z. B. Populus monilifera, tremula. Sie bestehen aus unregelmässig polyedrischen, unregelmässig geordneten Zellen mit dicken getüpfelten Wänden, Amylum, Gerbstoff u. s. w. führendem Inhalte, der im trockenen Holze meist gebräunt ist und den Flecken grösstentheils ihre Farbe verleiht. Zum andern Theil kann diese herrühren von sehr dünnwandigen comprimirten (theilweise desorganisirten?) Zellen im Umfange des Flecks, wie Kraus für Sorbus torminalis beschreibt. Der Aehnlichkeit ihrer dickwandigen Zellen mit denen des Markes, zumal seiner Peripherie, verdanken sie die bezüglichen Namen. In die Innenseite der Flecke treten die von der Stammesmitte kommenden Markstrahlen ein, in dem Maasse als sie sich denselben nähern, werden ihre Zellen breiter und nehmen mehr und mehr die denjenigen der Flecke eigene Beschaffenheit an; die Markstrahlen gehen also von innen her in die Gänge über; sie fliessen ferner in denselben seitlich zusammen. Auf der Aussenseite gehen von den Gängen neue, in ihrer Richtung von den innen zutretenden unabhängige oder in der Fortsetzung dieser liegende Markstrahlen aus. Den kleineren Flecken oder Gängen dieser Art schliessen sich ihrem Bau nach unmittelbar an locale Anschwellungen der Markstrahlen nach Breite und Zahl der Zellen, welch' letztere unregelmässige Form annehmen können; und Vereinigung benachbarter Strahlen der Länge nach durch sich anlehnende kleine Gruppen parenchymatischer, mehr oder minder unregelmässiger Zellen. Bei Abies alba, balsamea, Pichta, bei Cunninghamia, Cupressus sempervirens, häufig auch bei Abies pectinata, kommen solche Bildungen vor.

---

1) Hartig, Forstl. Culturpflanzen. — Nördlinger, Querschnitte Bd. II. — Kraus, Nadelhölzer, l. c. p. 162.

Bei den Nadelhölzern und bei Liquidambar entstehen in denselben öfters hystero- und lysigene Harzgänge [1]; im Holze von Prunus avium sind sie nach Wigand [2] ein hauptsächlicher Ausgangsort der das Kirschgummi producirenden Desorganisation.

Die Markstrahlenerweiterungen und Markflecke kommen allerdings relativ selten vor, sind aber charakteristisch für manche, sowohl Laub- als Nadelhölzer. Nach Kraus und Nördlinger sind sie beobachtet, ausser den schon genannten Pflanzen, häufig bei Betula alba, dahurica, populifolia, Crataegus oxyacantha, monogyna, pyracantha, cordata, Cydonia vulgaris, Pirus prunifolia, Amygdalus communis, Cotoneaster microphylla, Prunus spinosa, Salix aurita, Caprea, bicolor, Rhus Cotinus, Lühea grandifolia, Pterocarya caucasica, Vaccinium Myrtillus, Vitex incisa, Calluna vulgaris, Erythroxylon grandifolium, Guazuma ulmifolia, Liquidambar styraciflua, selten bei Alnus viridis, Catalpa, Magnolia acuminata, Salix triandra. Die von Nördlinger l. c. mit ? bezeichneten Fälle lasse ich unerwähnt. Unter den Nadelhölzern fand sie Kraus bei Abies balsamea, Pindrow, Pichta, Picea orientalis, Juniperus excelsa; bei Ab. pectinata, Cedrus Deodara und Larix nur Markstrahlanschwellungen. Die Gänge finden sich bei den Laubhölzern vorwiegend in dem untern Theile der Stämme und setzen sich von da aus in die Wurzeln fort; sie reichen jedoch auch, wenn gleich weniger zahlreich und constant, bis in die Gipfel und Zweige. Bei den Nadelhölzern ist ihr Verlauf nicht näher untersucht; nach Dippel's (l. c.) gerade auf diesen Punkt weniger Rücksicht nehmenden Angaben sind die harzgangführenden der Weisstanne grössere Längsstrecken weit zu verfolgen.

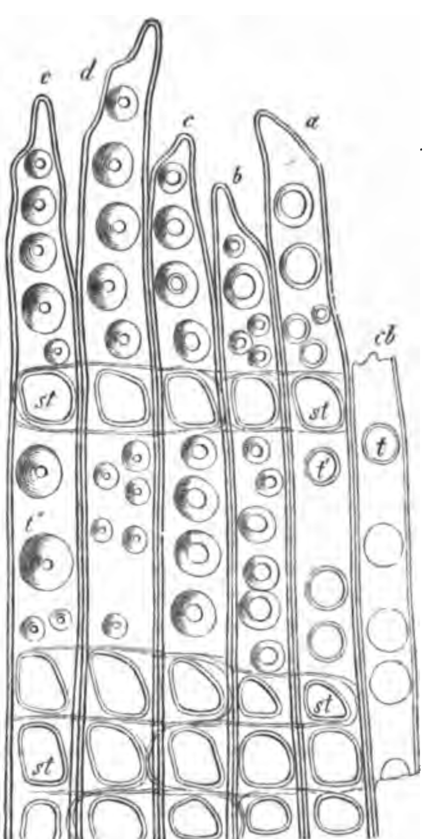


Fig. 208.

b. Holzstränge.

§ 149. Der Bau des Holzstrangs innerhalb eines Jahresringes ist verschieden nach dem Vorkommen oder Fehlen der einzelnen Gewebearten, nach der Vertheilung der vorhandenen und der Gestalt und Structur jeder einzelnen. Hierzu kommen die später zu erörternden Differenzen, welche der Bau

Fig. 208. Pinus silvestris, radialer Längsschnitt durch das Holz eines Zweiges. *a—e* Enden von Tracheiden mit Hoftüpfeln (*t'*, *t''*) in der Flächenansicht. *cb* Stück einer jungen Tracheidenwand mit noch unfertigen Hoftüpfeln; weitere Entwicklung dieser, Verengung des Canals in der Succession *a—c*; *d* und *e* fertiger Zustand. *st* grosse Tüpfel auf der Grenzfläche zwischen Tracheiden und Markstrahlzellen (550). Aus Sachs, Lehrb.

1) Kraus, l. c. — Dippel, Bot. Ztg. 1863, 253.
2) Pringsheim's Jahrb. III, p. 118.

der gleichen Gewebeart im Frühlings- und Herbstholze und welche die Gesammtgruppirung aller Elemente des Holzkörpers zeigt.

1. Bei wenigen Hölzern sind die Stränge nur aus einer Gewebeart, mit Ausschluss aller übrigen aufgebaut und zwar alsdann aus Tracheiden, welche, abgesehen von den allgemeinen Differenzen zwischen Frühlings- und Herbstholz, überall gleichen Bau haben. Das parenchymatische System wird in diesen Fällen allein repräsentirt durch die in grosser Anzahl zwischen die Stränge überall eingeschobenen Markstrahlen. Von Laubhölzern gehören hierher die Wintereen: Drimys Winteri u. Verw., Tasmannia aromatica[1]) und das hinsichtlich seiner Stellung im System zweifelhafte Trochodendron aralioides[2]); von Coniferen nach Sanio Taxus baccata, für welchen Baum jedoch Hartig und Kraus spärliches Strangparenchym angeben.

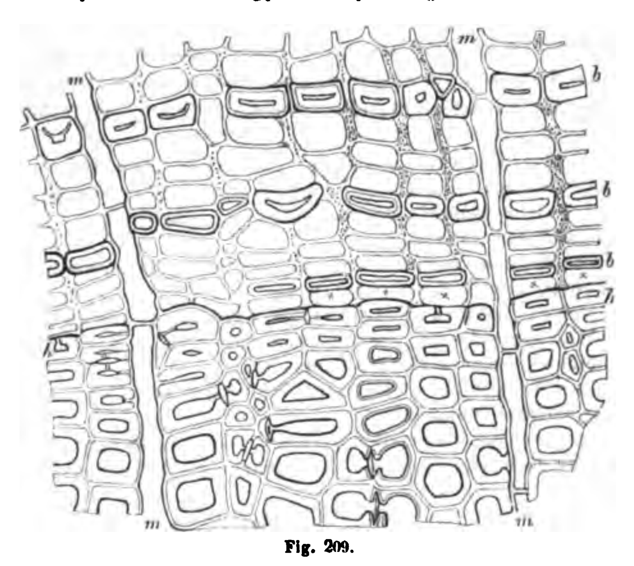


Fig. 209.

Bei den übrigen Coniferen kommt zu den die Hauptmasse des Holzes gleichförmig aufbauenden Tracheiden Strangparenchym, theils in einzelnen zwischen jenen zerstreuten senkrechten Reihen, theils, bei manchen Abietineen, als Umkleidung von Harzgängen.

Die Tracheiden sind bei den Coniferen (Fig. 208 und 209) und den anderen soeben genannten Pflanzen in radiale Reihen geordnet, im Querschnitt viereckig, wenn die aneinandergrenzenden Radialreihen angehörigen vor einander stehen, sechs- oder fünfeckig, wenn die Radialreihen alterniren; ihre Enden sind durch Neigung der Radialflächen (vgl. p. 484) lang-zugeschärft. Die Radialflächen haben grosse correspondirende Hoftüpfel, welche bei den Wintereen, den Araucarien, Dammaren und im Wurzelholze anderer Coniferen zwei oder mehr Längsreihen bilden, im Stammholze der übrigen Coniferen indivi-

Fig. 209. Juniperus communis, Stämmchen. Querschnitt durch das Herbstholz, Bast und Cambium in Winterruhe (Ende Septbr). *h—h* äusserste Herbstholzreihen, *b*, *b* Bastfaserreihen. Bei *x* nur eine Cambiumzelle zwischen *h* und *b*. *m—m* Markstrahlen.

1) Göppert, Linnaea, Bd. XVI, p. 134. — Kraus, l. c.
2) Eichler, in Flora 1864, p. 451.

duelle, z. B. bei Larix häufige Ausnahmen abgerechnet, nur eine einfache Längsreihe. Auf den Tangentialflächen kommen die Tüpfel bei den Coniferen nur dem Herbstholz zu. Taxus Cephalotaxus, Torreya zeigen auf der Innenfläche der Tracheidenwand ausserdem Spiral- oder Ringfaserverdickung.[1]) Vgl. Cap. IV.

Die von Parenchym als Epithel umgebenen Harzgänge kommen den Holzsträngen derselben Abietineen, welche in den Markstrahlen horizontale besitzen (p. 505), zu. Sie verlaufen longitudinal und stehen im Querschnitt zerstreut in einem Ringe in der äussern Region jeder Jahresschicht. Ihre Zahl wechselt nach Art und Individuum. v. Mohl[2]) zählte z. B. auf der gleichen, mehrere Jahreslagen umfassenden Querschnittfläche bei Pinus nigricans 190, P. silvestris 124, Larix europaea 128, Picea excelsa 78. —

2. Der Holzstrang aller dicotyledonen Laubhölzer, ausser den vorhin genannten, und der Gnetaceen (Ephedra, Gnetum) führt immer Gefässe und mindestens eine der unterschiedenen Zellenformen; von letzteren gewöhnlich Strangparenchym und Ersatzfasern miteinander. Hierzu treten dann die übrigen im § 142—144 unterschiedenen Gewebe sämmtlich oder theilweise, je nach den Arten. Von den hiernach möglichen Combinationen sind, nach Saniō's Angaben, bei den untersuchten Bäumen und Sträuchern folgende constatirt

1. Gefässe, Tracheiden, Strangparenchym, Ersatzfasern.

a) nur mit Strangparenchym: Ilex aquifolium, Staphylea pinnata, Rosa canina, Crataegus monogyna, Pirus communis, Spiraea opulifolia, Camellia etc.

b) nur Ersatzfasern: Porlieria.

c) Beide Zellformen: Jasminum revolutum, Kerria, Potentilla fruticosa, Casuarina equisetifolia, torulosa, Aristolochia Sipho u. a. m.

2. Gefässe, Tracheiden, Faserzellen, Strangparenchym, Ersatzfasern

a) Nur Strangparenchym; Faserzellen ungefächert: z. B. Sambucus nigra, racemosa, Acer platanoides, pseudoplatanus, campestre.

b) Strangparenchym und Ersatzfasern, Faserzellen ungefächert: Ephedra monostachya. — Berberis vulgaris, Mahonia[3]).

c) Strangparenchym, Faserzellen gefächert und ungefächert: Punica, Evonymus latifolius, europaeus, Celastrus scandens, Vitis vinifera, Fuchsia globosa, Centradenia grandifolia, Hedera Helix u. a.

d) Alle vier Zellenformen: Mühlenbeckia complexa, Ficus (?).

3. Gefässe, Tracheiden, Holzfasern, Strangparenchym, Ersatzfasern. Dies die vorherrschende, man kann fast sagen typische Combination, und zwar:

a) Nur Strangparenchym: Sparmannia africana, Calycanthus, Rhamnus cathartica Ribes rubrum, Quercus, Castanea, Carpinus spec., Amygdaleen, Melaleuca, Callistemon spec. u. s. f.

b) Nur Ersatzfasern: Caragana arborescens.

c) Beiderlei Zellformen. Hierher wohl die Mehrzahl der Laubhölzer, z. B. Salix Populus spec., Liriodendron, Magnolia acuminata, Alnus glutinosa, Betula alba, Juglans regia, Nerium, Tilia, Hakea suaveolens, Ailantus, Robinia, Gleditschia spec., Ulex europaeus etc.

4. Gefässe, Holzfasern, Parenchym, Ersatzfasern.

a) beiderlei Zellen: Fraxinus excelsior, Ornus, Citrus medica, Platanus etc

b) Nur Ersatzfasern: Viscum album.

c) Nur Strangparenchym: Avicennia.

5. Gefässe, Faserzellen, Parenchym.

Cheiranthus Cheiri, Begonia. Hierher wohl auch viele der noch genauer zu analysirenden Crassulaceen, Caryophylleen.

---

1) Vgl. Hartig, Kraus, Göppert, l. c. — v. Mohl, Schacht, Bot. Ztg. 1862.

2) Bot. Ztg. 1859, p. 340.

3) Vgl. Sanio, in Pringsheim's Jahrb. IX, p. 55.

6. Gefässe, Faserzellen, Parenchym, Holzfasern?

Coleus Macraei, Eugenia australis, Hydrangea hortensis.

7. Gefässe, Tracheiden, Holzfasern, Faserzellen (gefächerte), Parenchym, Ersatzfasern.

Ceratonia Siliqua, Bignonia capreolata, nach den vorliegenden Daten jedoch zweifelhaft bezüglich der Holzfasern.

Für die Vertheilung dieser Gewebe bei den gefässführenden Hölzern gilt zwar kein strenges ausnahmsloses Gesetz, aber immerhin bestimmte allgemeine Regeln.

Die Gefässe finden sich in sämmtlichen Schichten des Jahresringes, in dem innersten Theile gewöhnlich häufiger als im äusseren. Nur Bombax Ceiba verhält sich nach Sanio umgekehrt. Nicht selten dagegen ist in ihrer Häufigkeit von innen nach aussen kein Unterschied (Acacia Sophora, floribunda, Enckea media, Artemisia Abrotanum) oder nur ein geringer zu bemerken, die Poren oder Porengruppen, welche sie im Querschnitt darstellen, durch das Holz gleichmässig zerstreut, z. B. Laurus nobilis, Aesculus, Acer, Populus. Selten (Avicennia) bilden die Gefässe die Haupt- und Grundmasse des Holzes. In der Regel stehen sie in der ungleichnamigen Grundmasse in kleinen Gruppen und diese entweder einzeln, oder zu mehr oder minder unterbrochenen radialen Streifen oder concentrischen Zonen (Hedera Helix) geordnet. Sie sind entweder überall ohngefähr gleich, oder meistens im innern Theile des Jahresringes von grösserer, nach aussen successive oder plötzlich abnehmender Weite. Mit diesem Grössenunterschied ist in manchen Fällen auch ein Unterschied des Baues verbunden, insofern die engen Gefässe Spiralfasern besitzen, die weiten keine (Morus alba, Broussonetia papyrifera, Gymnocladus, Virgilia lutea, Celtis australis, Ulmus suberosa, Catalpa, Robinia pseudacacia); oder der Bau ist bei allen gleich (Quercus pedunculata, Castanea vesca, Fraxinus, Amorpha fruticosa, Sophora japonica, Periploca).

Das Strangparenchym ist in den oben genannten »parenchymatischen« Hölzern, wie Bombax, Carica etc., auch in den unten noch zu besprechenden Wurzeln die Hauptmasse, welcher Gefässe und andre Elemente gruppenweise eingesetzt sind. In den festen »holzigen« Hölzern steht seine Anordnung in regelmässiger Beziehung zu der der Gefässe.

Meistens begleitet es diese, entweder derart dass es jedes Gefäss oder jede Gefässgruppe einzeln umgibt — paratracheales Parenchym nach Sanio, z. B. Enckea media —; oder es bildet tangentiale, mit ähnlichen aus Tracheiden oder Fasern vorzugsweise bestehenden abwechselnde Binden, in oder neben welchen die Gefässe stehen: Sanio's metatracheales Parenchym. Letzteres z. B. im Frühlingsholz von Tectonia grandis, im Herbstholz von Fraxinus, im Herbst- und Frühlingsholz von Amorpha fruticosa, Sophora japonica, Robinia pseudacacia, Gleditschia triacanthos, Gymnocladus, Virgilia, Caragana arborescens; Paulownia, Morus, Broussonetia, Ailantus, Tamarix gallica etc. Bei Casuarina equisetifolia, torulosa, Hakea suaveolens und anderen Proteaceen, Ficus-Arten, Cordia pallida u. a. m. hat jeder Jahresring mehrere concentrische Binden von metatrachealem Parenchym.

Zwischen Tracheiden findet sich nach Sanio bei Laubhölzern immer Parenchym zerstreut, mit Ausnahme von Casuarina, wo dasselbe nur metatracheal vorkommt, und von Rosmarinus officinalis. Zwischen den typischen Holzfasern

fehlt es nach Sanio, mit Ausnahme von Edwardsia grandiflora, Ulex europaeus Celtis australis, Olea europaea; ferner von Hibiscus Rosa sinensis, wo es sogar zwischen den Fasern tangentiale Binden bildet. Bei Tamarix gallica findet es sich selbst zwischen stärkeführenden Faserzellen.

In einigen wenigen Fällen vorwiegend aus Parenchymmassen bestehender Wurzelholzes sind jene der Sitz von secretführenden Gängen: Wurzel von Inula Helenium[1]), Opoponax Chironium; vielleicht gehört auch Trécul's Angabe von Oenanthe crocata hierher[2]).

Von den **Ersatzfasern** gilt das Gleiche wie für das Strangparenchym, weil sie entweder als Begleiter oder Vertreter dieses auftreten.

Die **Holzfasern** können zwar in allen Schichten des Jahresringes vorkommen, finden sich aber bei den festen Hölzern in besonderer Menge in seinem mittleren Theil. Sie bilden hier gewöhnlich die Grundmasse, in welche die übrigen Elemente, speciell Gefässe und Parenchym, eingesprengt sind; bei vielen Hölzern, z. B. Robinia, Gleditschia, finden sie sich blos im mittlern Theile des Ringes und fehlen im Frühlings- und Herbstholze. In den verwiegend parenchymatischen Hölzern (Bombax, Cheirostemon) und in den vorwiegend aus Gefässen bestehenden von Avicennia sind Fasern nur in kleinen Gruppen oder vereinzelt zwischen die Elemente der Grundmasse eingesprengt.

Für die **Faserzellen**, gefächerte wie ungefächerte (Berberis, Clematis, Vitis, Tamarix, Punica etc.) gilt die gleiche Regel der Vertheilung wie für die Holzfasern. Wie die obigen Angaben über das Vorkommen zeigen, können beide in der Form und Wandstructur ähnliche Elemente einander wechselweise vertreten, ja es ist zweifelhaft, ob der unter 7 erwähnte Fall des gleichzeitigen Vorhandenseins beider überhaupt vorkommt.

Die **Tracheiden** können gleichfalls, gleichsam in Vertretung der beiden letztgenannten Gewebe für sich allein die Grundmasse des Holzes bilden; so bei der oben sub 1 genannten Combination, z. B. Pomaceen, Camellia etc. Sie gehören dann immer zu den »faserförmigen«, in Gestalt und Wandbeschaffenheit Holzfasern ähnlichen. Wo sie dagegen mit Fasern und Faserzellen zusammen vorkommen, da finden sie sich erstlich in der Nachbarschaft der Gefässe. Und zwar spärlich und vereinzelt neben ihnen, wenn diese einzeln und in kleinen Gruppen im Jahresring zerstreut und sämmtlich gleich sind (z. B. Punica, Fuchsia globosa, Ceratonia, Nerium). Wenn dagegen zweierlei, durch Grösse und meistens auch specielle Structur verschiedene Gefässe vorhanden sind, dann begleiten die Tracheiden die kleinen, selten (Quercus pedunculata, Castanea vesca, Periploca) auch die grossen. Sie sind dann je nach dem Vorkommen der kleinen Gefässe mit diesen im ganzen Jahresring vertheilt (Ulex europaeus, Rosmarinus) oder auf den äussern Theil desselben beschränkt (Morus alba, Broussonetia, Catalpa, Paulownia, Sophora japonica, Gymnocladus canadensis Robinia pseudacacia, Corylus, Carpinus, Ostrya). — Zweitens sind die Tracheiden in vielen Fällen auch ausser ihrem Gebundensein an bestimmte Gefässe in dem äussern Theil des Jahresringes vorherrschend oder auf denselben beschränkt. Im Jahresring von Ribes nigrum, Syringa vulgaris, Ligustrum vulgare, Evonymus europaeus und latifolius nehmen sie gegen die

1) Siehe Berg, Atlas d. pharm. Waarenk. Taf. X.
2) Trécul, l. c. vgl. p. 462.

Aussengrenze des Ringes successive an Häufigkeit zu, bis sie die Grundmasse bilden, welcher einzelne Gefässe und Fasern oder Faserzellen eingesprengt sind, während im innern Theile des Ringes die Grundmasse aus Fasern oder Faserzellen besteht und die Tracheiden einzeln neben den Gefässen vorkommen. Oder, bei Tilia, Salix hippophaefolia, acutifolia, Populus tremula, pyramidalis, Rhamnus Frangula, Juglans regia, cinerea, Pterocarya, Diospyros virginiana, Betula alba, Alnus glutinosa, Laurus nobilis, Camphora, Acer pseudoplatanus, platanoides, campestre, Sambucus nigra, racemosa, kommen die Tracheiden nur in der äussersten Herbstgrenze des Jahresringes vor, während dieser sonst nur einerlei Gefässe enthält. —

§ 150. Als besondere, aber dem normalen Dicotyledonentypus angehörige Fälle sind hier noch einige von den gewöhnlichen Regeln einigermassen abweichende Erscheinungen anhangsweise zu erwähnen, welche grösstentheils das Holz von Arten oder Familien betreffen, die durch besondere Anpassungen und mit diesen in Beziehung stehende Gestaltungen ausgezeichnet sind. Die meisten dieser Erscheinungen bedürfen noch näherer Untersuchung, für welche Nachstehendes nur Andeutungen enthalten soll.

Zunächst ist zurückzukommen auf die p. 472 und p. 507 aufgezählten, der Markstrahlen entbehrenden Hölzer. Bei solchen, wo nur die primären, grossen Markstrahlen fehlen, kleine aber bald auftreten, wie Ephedra, Cobaea, wohl auch Xanthosia, gelten für die Hauptmasse des Holzes die obigen allgemeinen Regeln des Baues und der Vertheilung der Organe. Soweit die Abwesenheit der Markstrahlen bei den Genannten reicht, und in den Fällen gänzlichen Ausbleibens der Strahlen durch den ganzen secundären Holzkörper, besteht die Haupt- und Grundmasse mit einzelnen zu erwähnenden Ausnahmen aus meist gestreckten (bei Echeveria pubescens kurzen), dickwandigen Faserzellen oder Fasern — letztere allmählich aus den Faserzellen hervorgehend — mit steil zugeschärften Enden und in regelmässig radialer Anordnung. Abgesehen von den markwärts vorspringenden Gefässtheilen der ursprünglichen Blattspurbündel, welche der nachher (§ 152) zu beschreibenden Markscheide angehören, sind bei stärker entwickeltem Holzkörper der Grundmasse eingesetzt Gefässe — vielleicht auch diesen im übrigen gleich gebaute Tracheidenreihen, — und Gruppen von Strangparenchym.

Die Gruppirung der Gefässe und des Parenchyms und die Menge und Qualität des letzteren wechselt nach den Einzelfällen. In dem mit stärker entwickeltem Holzkörper versehenen oberirdischen Stamme der untersuchten Crassulaceen[1]) besteht das Parenchym aus langgestreckten, zartwandig und unverholzt bleibenden Zellen und begleitet, in Längsreihen, die Gefässe. Diese stehen mit ihm in der Fasermasse ganz einzeln und zerstreut, oder höchstens zu 2 oder 3 bei einander: Sedum maximum; oder theilweise grössere, bis 12-zählige Gruppen bildend: S. populifolium, auch Echeveria pubescens; oder sie bilden mit dem Parenchym reichzählige, quergezogene, miteinander unregelmässige, unterbrochene Querbinden darstellende Gruppen: Sempervivum arboreum; in den kriechenden Stämmchen von Sedum reflexum endlich bilden sie zusammen mit den zarten Zellen starke vielschichtige, zusam-

1) Vgl. Brongniart, Arch. du Muséum d'hist. nat. T. I. — Regnault, l. c.

menhängende Ringzonen, welche mit ebensolchen Faserzonen abwechseln. Viele Arten, selbst solche mit starken Stämmchen, wie Crassula lactea, Sedum ternatum, auch Echeveria pubescens bilden übrigens kaum nennenswerthe Spuren von secundärem Holze aus.

Bei den untersuchten Caryophylleen[1]) (Dianthus, Gypsophila, Silene spec., Arenaria graminifolia) ist, zumal in den Rhizomen, zartwandiges gestrecktzelliges Parenchym, häufig in Form unregelmässiger grosser Inseln oder breiter Ringabschnitte zwischen ähnlich gestalteten Fasermassen eingeschaltet kann übrigens in den Laubstengeln auch fehlen, z. B. Gypsophila altissima. Die Gefässe stehen zahlreich, und oft unterbrochene Radialreihen bildend, in beiderlei Geweben, in den Fasergruppen wenigstens oft ohne Parenchymbegleitung. In dem Laubtriebe von Dianthus plumarius besteht die Hauptmasse auch des allerdings sehr schwachen Secundärzuwachses aus Gefässen.

Im Stamme von Rumex Lunaria liegen die Tüpfelgefässe, begleitet von Strangparenchymreihen oder Ersatzfasern, in sehr regelmässigen, aber unterbrochenen Radialreihen in der Grundmasse und diese besteht aus dicht mit grossen Amylumkörnern erfüllten Faserzellen. Das Gleiche gilt, mit Ausnahme des Amylumgehalts, für Centradenia grandifolia (vgl. p. 499). Bei Campanula Vidalii stehen die Gefässe sehr einzeln, und ohne dass ich Parenchym- oder Ersatzfaserbegleitung finden konnte, in den Radialreihen der Faserzellen zerstreut.

Die Rhinanthaceen sind weiter zu untersuchen.

Sodann ist hier das Secundärholz der fleischigen stärkeren Cacteen-Stämme[2]) nochmals zu erwähnen. Es wurde schon oben (vgl. p. 493) mehrfach der eigenthümliche Bau der Holzstränge, Gefässe und Tracheiden bei den Mamillarien, Echinocactus u. a. hervorgehoben, und es ist hier hinzuzufügen, dass bei den genannten Genera der ganze secundäre Holzstrang besteht aus jenen spiral- und ringfaserig und mit meist tief einspringender Faser verdickten Tracheen, zwischen welchen sehr zartwandiges Strangparenchym in einfachen Längsreihen eingesprengt ist. Die Markstrahlen aller Grade sind letzterem bezüglich der Zartheit ihrer Zellen gleich. Bei anderen Cacteen, speciell Cereus- und Opuntia-Arten, besteht der secundäre Holzstrang aus derben Holzfasern und den meist von Parenchym begleiteten zerstreuten Netzgefässen (s. p. 494). Das Parenchym, auch das der Markstrahlen kann selbst, z. B. bei Cereus speciosissimus, sehr derbwandig und verholzt sein. Dazu kommen bei Opuntien kurze Tracheiden mit jenen plattenartig einspringenden, meist ringförmigen Wandverdickungen. Sie sind theils einzeln im Innern des Stranges (O. tunicata, O. robusta), theils an seinen Rändern vertheilt (O. cylindrica, ramulifera andicola). —

Endlich dürfte besondere Erwähnung verdienen das Holz, welches den Schwimmapparat der auf dem Wasserspiegel vegetirenden Stämme einiger Leguminosen aus den Gattungen Aeschynomene, Herminiera bildet. Der Bau derselben scheint bei den einzelnen Arten dieser Schwimmhölzer, soweit die vorhandenen Beschreibungen reichen[3]) ein sehr übereinstimmender zu sein.

---

1) Regnault, l. c. p. 118, pl. VI.
2) Vgl. Brongniart, l. c. — Schleiden, Anat. d. Cacteen, l. c. (p. 163).
3) Hallier, Bot. Ztg. 1859, 152; 1864, 93.

Zur Illustration seiner gröbern Verhältnisse können Hallier's Abbildungen a. a. O. und die einen jedenfalls ähnlichen Gegenstand darstellende Fig. 51—53 in Schleiden's Grundzügen (3. Aufl.) I, p. 264 dienen. Die folgende kurze Beschreibung bezieht sich speciell auf das Holz des Ambatsch (Herminiera Elaphroxylon = Aedemone mirabilis Kotschy) vom weissen Nil[1]).

Das überaus leichte Holz hat keine deutlichen Jahresringe. Es besteht seiner Hauptmasse nach aus Elementen, welche (vorbehaltlich der Untersuchung nicht getrockneten Materials) Tracheiden genannt werden müssen, weil sie, wie sie vorliegen, nur Luft, ohne eine Spur von Protoplasma- oder Zellinhaltsresten enthalten. Sie stehen alternirend in Radialreihen und haben die Gestalt sechskantiger aufrechter Prismen, etwa 3mal so hoch als breit, mit unter beiläufig 45°, einseitig oder dachartig-zweiseitig gegen die Radialebene geneigten Endflächen. Ihre dünne farblose Membran ist auf der ganzen Endfläche durch ein enges zartes Netzfasergitter sehr zierlich verdickt, auf den radialen und in geringerem Maasse auch auf den tangentialen Seitenflächen mit kleinen Gruppen einfacher Tüpfelchen versehen.

Die aus diesen Tracheiden bestehende Masse wird durchzogen 1) von sehr zahlreichen parenchymatischen, amylumführenden Markstrahlen, welche 1—10, durchschnittlich etwa 6 Zellen hoch und eine Zelle breit sind, ausserdem von einzelnen grösseren, in der Mitte mehrere Zellen breiten Markstrahlen; die Zellen der Markstrahlen sind gestreckt liegend. 2) von schmalen, in unregelmässige und vielfach unterbrochene concentrische Ringzonen geordneten, auch ihrerseits von den Markstrahlen durchkreuzten Bändern, welche der Hauptmasse nach aus langgespitzten, mit ihren Enden radial und tangential schief zwischen einander geschobenen Fasern bestehen. In diesen Binden, oder richtiger an ihrer innern (marksichtigen) Seite liegen grosse Tüpfelgefässe, meist einzeln, selten in wenigzähligen kurzen Radialreihen, in beiden Fällen in weiten, mehrere (durch die Markstrahlen bezeichnete) Holzabschnitte betragenden seitlichen Abständen von einander. Jedes Gefäss oder jede Gefässgruppe wird theilweise umringt von einer einfachen Lage amylumhaltiger Ersatzfasern oder zu 2—4 übereinander stehender Parenchymzellen mit mässig verdickter getüpfelter Wand; und sehr zartwandige, enge, ebenfalls stärkeführende Parenchymzellen setzen sich in einfacher Schicht über die Innenfläche jeder Faserbinde fort. Zwischen sie sind hier die oben p. 147 erwähnten gekammerten Krystallschläuche eingeschoben. Tracheiden, Ersatzfaserzellen, Gefässglieder, Krystallschläuche sowohl wie die mittelhohen Markstrahlen haben überall nahezu die gleiche Höhe und liegen mit ihren Enden in den gleichen Horizontalebenen, bilden daher regelmässige Horizontalschichten. Ihre Form und Anordnung ist (mit selbstverständlicher Ausnahme der Gefässglieder) der für die Cambiumzellen gewöhnlichen gleich, so dass mit Sicherheit angenommen werden kann, dass sie aus einer Cambiumzone hervorgehen, welche von ihnen gleichhohen und ähnlich gestalteten Zellen gebildet wird. Die Fasern dagegen sind (nach Schätzung) mindestens doppelt so lang als die genannten andern Elemente, sie müssen also bei ihrer Differenzirung aus der Cambiumzone die entsprechende Streckung — und Verschiebung — erfahren haben.

c. Abänderungen der einzelnen Gewebeformen in dem Jahresringe.

§ 151. In denjenigen der soeben angeführten Fälle, wo die Vertheilung der Gewebeformen in den successiven Schichten eines Jahreszuwachses verschieden, der Bau des Herbstholzes des einen also ein anderer ist als des angrenzenden Frühlingsholzes des nächsten, muss eine Abgrenzung derselben gegeneinander hervortreten. Zu dieser in der Vertheilung ungleichnamiger Gewebe gelegenen, nicht immer vorhandenen Ursache der Markirung der Jahresringe kommen als zwei andere hinzu Verschiedenheiten der Gestalt und Verschiedenheiten des Baues der gleichnamigen Gewebeelemente in den successiven und zumal den extremen Zonen eines Jahreszuwachses.

1) Vgl. Schweinfurth, Beitr. z. Flora Aethiopensis, p. 9.

Die erste dieser Erscheinungen besteht allgemein in einer (in Folge des zunehmenden Rindendruckes eintretenden[1])) Verkürzung des radialen Durchmessers, also einer tangentialen Abplattung der Elemente an der Aussengrenze des Herbstholzes. Aenderungen der durchschnittlichen Länge können, wie angegeben wird, hiermit verbunden sein. Die zweite, nicht überall vorhandene besteht in einer Zunahme der Dicke, zuweilen noch anderweiten Aenderungen in der Structur der Wand. Diese Veränderungen, zumal die Verkürzung des radialen Durchmessers, betreffen sowohl die Elemente der Markstrahlen, als der Holzstränge. Sie treten plötzlich oder allmählich ein und zwar findet diese letztere Verschiedenheit statt, theils nach den Arten, theils nach der verschieden starken Entwicklung der Jahresringe eines und desselben Holzes.

Am einfachsten und deutlichsten treten diese Verhältnisse hervor bei den der Hauptmasse nach nur aus Tracheiden und Markstrahlen bestehenden Hölzern der Coniferen[2]). In den liegenden Elementen der Markstrahlen ist die Verkürzung des radialen Durchmessers an der Herbstgrenze zwar vorhanden, aber wenig auffallend. Die Tracheiden aber sind an der Frühlingsgrenze jeder Jahresschicht relativ weit, im Querschnitt meist viereckig, doch auch 5—6eckig, und ihr radialer Durchmesser gleich dem tangentialen oder selbst etwas grösser; an der Herbstgrenze dagegen immer stark abgeplattet, d. h. der radiale Durchmesser verkürzt. Hiermit ist nach N. Müller[3]) bei der Fichte eine Abnahme der Länge im Herbstholze verbunden. Dazu kömmt weiter eine mit der Abplattung zunehmende Vergrösserung nicht nur der relativen, sondern der absoluten Wanddicke; und das Auftreten von Tüpfeln auf den tangentialen Wandflächen, während dieselben in den weitlumigen Frühlingselementen auf die Radialflächen beschränkt sind.

Beispielsweise mögen diese Verhältnisse veranschaulicht sein durch die von Mohl[4] für ein 30jähriges, gut gewachsenes Exemplar von Pinus silvestris gefundenen Mittelgrössen, ausgedrückt in pariser Linien:

		Frühlingsholz:	Herbstholz
Stamm	Radialer Durchmesser	0,0204	0,0056
	Tangentialer -	0,0142	0,0142
	Wanddicke	0,0019	0,0031
Wurzel	Radialer Durchmesser	0,0232	0,0094
	Tangentialer -	0,0161	0,0161
	Wanddicke	0,0018	0,0035

Das mehr plötzliche oder allmähliche Auftreten dieser Differenzen und die relative Stärke der eng- und weiträumigen Zone richten sich hier im allgemeinen nach der Dicke der Jahresringe, wie unten dargestellt werden wird.

Abweichungen von dem typischen Bau treten insofern auf, als in den verschiedenen Regionen des Jahresrings Gruppen ungewöhnlich dickwandiger

1) H. de Vries, l. c. (p. 490).
2) Göppert, Monogr. d. foss. Coniferen, l. c. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 225 ff. — Kraus, l. c.
3) Botan. Untersuchungen IV, 2, p. 190. —
4) l. c. p. 237.

Tracheiden auftreten können. Dieselben bilden im Querschnitt bandförmige Ringabschnitte von bräunlich gelber, dem Herbstholz ähnlicher Farbe; sie kommen bei Pinus silvestris in den innersten Jahrringen immer, oft auch in den äusseren vor. Vgl. Sanio, Pringsh. Jahrb. IX, 101.

Bei den Laubhölzern kommen für die Abgrenzung der Jahrringe noch in Betracht die Vertheilung der ungleichnamigen Gewebeformen und der Abänderungen, welche eine jede von diesen in den successiven Zonen des Jahrrings zeigt.

Die Verkürzung des radialen Durchmessers an der Herbstgrenze, theils plötzlich, theils allmählich eintretend und je nach dem Specialfall starke Abplattung oder nur ein geringes Maass erreichend, gilt auch hier allgemein; abgesehen von den nachher noch besonders zu erwähnenden Gefässen für die nebeneinander vorkommenden Gewebeformen annähernd gleichmässig; seltner in sehr ungleichem Maasse: z. B. starke und plötzliche Abplattung der Tracheiden des Herbstholzes bei allmählicher und relativ viel geringerer Radialverkürzung der sie begleitenden Faserzellen bei Clematis Vitalba, Mahonia aquifolium.

Bezüglich der Zunahme der absoluten Wanddicke an der Herbstgrenze ist zwischen den einzelnen Gewebeformen zu unterscheiden, da diese ja in allen Theilen eines Holzes in der durchschnittlichen Dicke von einander verschieden sind. Für die gleichnamige Gewebeform kommt je nach der Holzart beiderlei Verhalten vor, entweder merkliche Zunahme oder annäherndes Gleichbleiben der Wanddicke an der Herbstgrenze. Letzteres z. B.

beim Strangparenchym von Gleditschia triacanthos, Ailantus glandulosa, Sophora japonica, Caragana arborescens,

den Faserzellen von Berberis, Mahonia,

den gefässähnlichen Tracheiden von Betula, Alnus, Populus, Salix spec., Magnolia acuminata, Sambucus nigra u. a.,

den derbwandigen faserförmigen Tracheiden von Cornus sanguinea, Syringa vulgaris, Buxus sempervirens.

Zunahme der Wandverdickung an der Herbstgrenze z. B. bei

dem Strangparenchym von Gymnocladus, Morus alba, Broussonetia, Paulownia, Amorpha fruticosa,

den Holzfasern von Laurus Camphora, Jatropha Manihot, Carpinus Betulus,

den gefässähnlichen Tracheiden von Caragana arborescens, Carpinus Betulus, Ostrya virginica,

den faserartigen von Syringa Josikaea, Philadelphus coronarius, Kerria japonica etc.

Für die Tracheiden von Staphylea pinnata ist, im Gegensatz zu der bei anderen Hölzern geltenden Regel, von Sanio eine Abnahme der Wanddicke in der Herbstgrenze beobachtet, sowohl im Vergleich mit den inneren desselben, als mit denen des Frühlingsholzes des nächstfolgenden Jahresrings.

Ueber das Maass der Wanddickenzunahme an der Herbstgrenze liegen zwar keine genaueren Vergleichungen der verschiedenen Gewebeformen vor, man darf jedoch dem Augenschein nach annehmen, dass dieselbe in annähernd gleichem Verhältniss erfolgt. Da nun, wie oben gezeigt wurde, die verschie-

denen Gewebeformen desselben Holzes sehr ungleiche durchschnittliche Wanddicke zu haben pflegen, so muss die gesammte relative Wandstärke der Herbstgrenze abhängen in erster Linie von der Vertheilung der ungleichnamigen Elemente im Jahresringe, und in zweiter von der letztbesprochenen Dickenzunahme bei jeder einzelnen Gewebeform. Wo also z. B. die Herbstgrenze ausschliesslich oder vorherrschend besteht aus Parenchym, wie bei Morus alba, Broussonetia, Fraxinus, Robinia Pseudacacia, Caragana arborescens, Amorpha fruticosa, Virgilia, Gleditschia, Catalpa, Paulownia, Ailantus etc., oder aus gefässähnlichen, dünnwandigen Tracheiden wie bei Betula alba, Alnus glutinosa, Populus, Salix spec., Cytisus Laburnum, während im innern Theil des Ringes dickwandige Fasern vorherrschen, da ist die Herbstgrenze durchschnittlich dünnwandiger als der nächstinnere Theil des Ringes. Die mannichfaltigen in dieser Beziehung möglichen Combinationen und Modificationen ergeben sich aus dem vorher Besprochenen.

Die Gefässe verhalten sich in den meisten Laubhölzern den übrigen Elementen in sofern ähnlich, als sie von der Frühlings- zur Herbstgrenze des Jahresrings durchschnittlich an Weite abnehmen, ohne dabei allerdings in der Regel eine auffallende tangentiale Abplattung zu erfahren. Hiermit ist in vielen Fällen eine Abnahme der Zahl der Gefässe von Innen nach Aussen verbunden. Beide Differenzen können sehr allmählich eintreten, wie im Jahresring der Salicineen, Pomaceen, von Fagus, Buxus, Cornus sanguinea u. s. w., selbst kaum merklich sein (Enckea media, Ulex europaeus). Bei anderen Hölzern, wie Quercus pedunculata, Fraxinus, Castanea treten sie plötzlich ein, derart, dass auf die durch zahlreiche sehr weite Gefässe hochgradig poröse erste Frühlingszone des Ringes nach aussen zu weniger und viel engere Gefässe zwischen den übrigen Elementen folgen. In dem Maasse als diese mit dem Namen Porosität kurz zu bezeichnende Eigenschaft des Frühlingsholzes deutlich hervortritt und mit anderen Structurdifferenzen zwischen den Jahresgrenzen und dem mittlern Theil der Ringe coincidirt, tritt die Grenze mehr oder minder scharf schon für das unbewaffnete Auge hervor. Beispiele für besonders scharf markirte Jahresringe bilden die letztgenannten Bäume, ferner, wegen der sowohl durch grosse Gefässe als die anderen oben erwähnten Structurverhältnisse ausgezeichneten Grenze, Fraxinus, Robinia Pseudacacia, Gleditschia triacanthos. Sind andrerseits die Gefässe in annähernd gleicher Weite gleichförmig einzeln oder gruppenweise vertheilt wie bei Enckea media, Ulex europaeus, wohl auch Olea europaea, so kann die Grenze der Jahresringe nicht nur für schwache Vergrösserung, sondern selbst für die mikroskopische Untersuchung schwer oder kaum wahrnehmbar werden.

Nach diesen mannichfaltigen Abstufungen in der Markirung der Jahresringe liegt von vornherein die Vermuthung sehr nahe, dass auch Fälle ihres gänzlichen Ausbleibens vorkommen. Als individuelle Eigenthümlichkeit findet dieses unbestritten statt. Manche Pflanzen, z. B. die Araucarien, scheinen dazu besondere Neigung zu haben, von solchen individuellen Erscheinungen wird unten die Rede sein. Pflanzen, welchen die Markirung der Jahresringe als specifische Eigenthümlichkeit constant abgeht, sind jedenfalls selten und die Angaben über solche so vielfach bestritten, dass ich selbst diejenigen, bei welchen es auch mir nicht gelang, Grenzen zwischen Jahreszonen aufzufinden — nämlich

die holzigen Piperaceen, Opuntia, Mamillarieen und Cacteen, Cobaea scandens — nicht als sichere Beispiele constant der Jahresringe entbehrender Pflanzen [1]) anführen möchte.

Ob bei tropischen Bäumen der anatomisch unterschiedene Jahresring jedesmal wie bei denen unserer temperirten Zone den jährlichen Zuwachs darstellt, oder ob es Bäume mit Semesterringen gibt, d. h. solche, welche jährlich zwei Jahresringe bilden, entsprechend zwei in eine Jahresperiode fallenden Vegetationsperioden, wie für Adansonia digitata angegeben wird,[2]) ist eine, wie mir scheint, noch zu prüfende, in die gegenwärtige anatomische Betrachtung aber nicht gehörende Frage. Hier mag nur noch zum Ueberfluss erinnert werden, dass bei Hölzern mit wechselnden concentrischen Streifen ungleichnamigen Gewebes, wie Ficus, Casuarina u. a., für die oberflächliche Betrachtung jahresringähnliche Zeichnungen vorhanden sind, von welchen sich die wirklichen Jahresringe durch die charakteristische Herbstholzstructur unterscheiden.

d. Normale Verschiedenheiten successiver Zuwachszonen und Jahresringe.

§ 152. Der erste, innerste Jahresring eines jeden Holzes muss in seinem Bau einige wesentliche Unterschiede von allen spätern zeigen. In dem Stamme hat er, statt des charakteristischen Frühlingsholzes, in seiner Innengrenze die den primären Gefässbündeln entsprechenden, den Zwischenbündeln aber fehlenden Gruppen von Spiral-, Ring-, Netzgefässen (resp. -Tracheiden), welche meist mehr oder minder in das Mark vorspringen und mit einander und den angrenzenden, theils dem Holzring, theils dem Marke angehörenden Gewebeelementen, deren Structureigenthümlichkeiten in früheren Abschnitten mehrfach erwähnt wurden, seit lange als Markscheide, Markkrone, Corona, unterschieden werden.

In der Wurzel hat die Innengrenze des ersten Jahresringes, nach den p. 487 dargestellten Verhältnissen einen anderen Bau. Der secundäre Holzkörper umgibt hier eng die ursprünglichen axilen Gefässplatten. Es ist ganz vorherrschende Regel, dass diese letzteren von den secundären Gefässen und Tracheiden durch mindestens eine Lage von Verbindungszellen getrennt bleiben [3]). Für den unmittelbaren Anschluss der secundären an die äussersten engen Spiral- und Ringgefässe der primären Platten ist kein Fall bekannt. Dagegen kommt es öfters vor, dass die inneren Tüpfelgefässe (resp. Tracheiden) der ursprünglichen Platten mit gleichnamigen des Secundärholzes in unmittelbarer Verbindung stehen; so beobachtet bei Taraxacum, Ranunculus repens (Fig. 165, p. 370).

Die an die Gefässplatten gewöhnlich angrenzenden Zellen sind die innere Lage der an dieser Stelle ursprünglich vorhandenen Verbindungszellen, aus deren äusserer an die Siebgruppe grenzender Lage der Cambiumring hervorgegangen ist (p. 365, 488). Für die Fälle der Contiguität der Tüpfelgefässe ist noch

1) Vgl. Link, Philos. Bot. p. 186. — Meyen, Physiol. I, p. 861. — Treviranus, Physiol. I, 235. — Unger, Bot. Ztg. 1847, p. 267. — Schacht, Lehrb. II, p. 62. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, 392.

2) Vgl. Bot. Ztg. 1844, p. 367.

3) Siehe van Tieghem, l. c.

zu untersuchen, ob letztere unmittelbar aus jenen Verbindungszellen hervorgehen oder aus einer alsdann in der innersten Verbindungszelllage ihren Ursprung nehmenden Cambiumzone. Sämmtliche Gewebeelemente in der in Rede stehenden Region werden, zumal bei eigentlichen Holzgewächsen, meist sehr dickwandig und haben relativ enge Lumina. Die genaue Unterscheidung der einzelnen von einander findet daher grosse technische Schwierigkeiten: selbst auf guten Querschnitten hält die Erkennung der ursprünglichen Gefässplatten, zwischen ihren derbwandigen nächsten Nachbarn, oft recht schwer. die engen Gefässe ihrer Kanten scheinen noch dazu durch Druck seitens ihrer Umgebung oft undeutlich zu werden. —

Zu diesen Eigenthümlichkeiten der innersten Holzgrenze in Stamm und Wurzel kommen weitere Eigenthümlichkeiten der inneren secundären Holzmasse selbst.

In seltenen Fällen, nämlich im Stengel von Mahonia aquifolium, Berberis vulgaris, Pelargonium roseum, Solanum Dulcamara, fand Sanio in dem ersten Jahrringe gefächerte Faserzellen, welche den folgenden fehlen. Bei vielen. wenn auch nicht bei allen Laubhölzern ferner sind in dem ersten und den nächstfolgenden Jahresringen des Stammes und seiner Aeste die für die Species charakteristischen Formelemente zwar sämmtlich vorhanden, ihre charakteristische Anordnung tritt aber erst in den späteren deutlich hervor, sie ist in jenen nur angedeutet. Beispiele die Gefässgruppen und die Parenchymzonen von Hedera Helix, Quercus pedunculata, Juglans, Casuarina u. s. w.[1]. Der charakteristische Bau eines Holzes ist daher aus den inneren Ringen nicht immer mit Klarheit zu erkennen. Aehnliche, zur Zeit nicht genauer untersuchte Erscheinungen dürften sich bei Wurzeln finden.

§ 153. Die bemerkenswertheste hierher gehörige Erscheinung ist die mit dem Dickenwachsthum sich verändernde durchschnittliche Grösse gleichnamiger Elementarorgane, sowohl ihrer Weite als ihrer Länge nach, welche bei den meisten Hölzern derart eintritt, dass die durchschnittliche Grösse durch eine Reihe von Jahren zunimmt und dann ein bestimmtes Maass erreicht, welches für die folgenden Jahre constant bleibt. Die bezeichnete Veränderung ist bei demselben Baume verschieden nach Stamm, Aesten und Wurzeln und den verschiedenen Querzonen dieser; sie hängt in dem einen Falle ab von einer entsprechenden successiven Grössenzunahme der Cambiumzellen, im andern ist sie von einer solchen unabhängig.

Die vollständigsten bezüglichen Messungen hat Sanio[2]) an Pinus silvestris ausgeführt, indem er die mittlere Länge der Tracheiden und ihre mittlere tangentiale Breite im Herbstholz bestimmte. Er fasst das Resultat folgendermassen zusammen.

1. Die Tracheiden nehmen in den Stamm- und Asttheilen überall von Innen nach Aussen durch eine Anzahl von Jahresringen hindurch zu, bis sie eine bestimmte Grösse erreicht haben, welche dann für die folgenden Jahresringe constant bleibt.

2. Die endliche constante Grösse ändert im Stamme derart ab, dass sie

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 397.
2) Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 401 ff.

stetig von unten nach oben zunimmt, in bestimmter Höhe ihr Maximum erreicht und dann nach dem Wipfel zu wieder abnimmt.

3. Die endliche Grösse der Tracheiden in den Aesten ist geringer als im Stamme, hängt aber von diesem in der Weise ab, dass die Aeste, welche in einer Stammhöhe mit grösseren Tracheiden entspringen, auch grössere haben als jene, welche in einer Stammhöhe entspringen, wo die constante Grösse geringer ist.

4. Auch in den knorrigen Wipfel-Aesten nimmt die constante Grösse in den äusseren Jahresringen nach der Spitze hin erst zu, um dann wieder zu fallen, doch kommen hier Unregelmässigkeiten vor, welche bei regelmässig gewachsenen Aesten in Wegfall kommen dürften.

5. In der Wurzel nimmt die Weite der Elemente erst zu, fällt dann wieder, um alsdann zur constanten Grösse zu steigen. Auch eine Längenzunahme findet statt, konnte jedoch nicht genau bestimmt werden. —

Die absolute Grösse der Elemente ist bei den verschiedenen Baumindividuen am gleichen Orte nicht gleich, ohne dass jedoch durch die Differenzen die allgemeine Regel beeinträchtigt würde. Zur Veranschaulichung der absoluten Grössenverhältnisse seien hier, aus Sanio's a. a. O. zu vergleichenden Angaben, einige, einem 110jährigen Hochstamm entnommene mitgetheilt.

ML. = mittlere Länge, MBr. = mittlere Breite der Tracheiden, letztere im Herbstholze bestimmt.

A 21jährige Scheibe aus dem Wipfel,
B 35 - - über den dicken Aesten der Krone,
C 72 - - des Schafts, 36′ über dem Boden,
D 105 - - dicht über dem Boden.

Die Grössen in Millimetern ausgedrückt.

A

Jahresring				
1	MBr.:	0,016;	ML.:	0,78
14	-	—	-	1,74
18	-	—	-	2,21
20	-	—	-	2,91
21	-	0,026	-	2,82

B

Jahresring				
1	MBr.:	0,016;	ML.:	0,80
15	-	—	-	2,60
17	-	—	-	2,74
18	-	—	-	2,82
19	-	—	-	2,82
20	-	—	-	2,82
22	-	—	-	2,82
35	-	0,28	-	2,78

C

Jahresring				
1	MBr.:	0,017;	ML.:	0,95
17	-	—	-	2,74
19	-	—	-	3,18
31	-	—	-	3,69
37	-	—	-	3,87
38	-	—	-	3,91
39	-	—	-	4,00
40	-	—	-	4,04
43	-	—	-	4,09
45	-	—	-	4,21
46	-	—	-	4,21
72	-	0,032	-	4,21

D

Jahresring				
1	MBr.:	0,011;	ML.:	—
20	-	—	-	1,87
29	-	—	-	2,48
30	-	—	-	2,60
31	-	—	-	2,65
46	-	—	-	2,65
60	-	—	-	2,65
80	-	—	-	2,69
105	-	0,028	-	2,65

Bei den untersuchten Laubhölzern[1]) ist das in Rede stehende Verhalten nach den Arten verschieden; die einen zeigen keine Grössenzunahme der Elemente in den successiven Ringen: Mahonia aquifolium; oder nur unbedeutende: Berberis vulgaris, wo nur eine Erweiterung der Frühlingsholzgefässe stattfindet.

In den anderen untersuchten Fällen (Caragana arborescens, Sophora japonica, Sarothamnus scoparius, Acacia longifolia, Carpinus Betulus, Quercus pedunculata, Cornus sanguinea, Rhamnus cathartica, Ficus elastica) findet eine Längenzunahme von innen nach aussen statt, bei welcher die einzelnen Gewebeformen ungleich betheiligt sind. Die Fasern nehmen immer an Länge zu. Die Zellen des Strangparenchyms zeigen keine Veränderung. Gefässglieder und Tracheiden verhalten sich nach den Holzarten verschieden.

Beispielsweise seien Sanio's Angaben über die mittlere Länge der Elemente in einem 130jährigen, mit sehr schmalen Jahresringen versehenen Stamme von Quercus pedunculata reproducirt, in Millimetern ausgedrückt.

1. Jahresring. . .	Holzfasern 0,42;	Tracheiden 0,39;	Glieder d. grossen Gefässe —
2. - . .	- 0,60;	- 0,48;	- - - - 0,25
4. - . .	- 0,74;	- 0,53;	- - - - 0,26
Drei äusserste Ringe	- 1,22;	- 0,72;	- - - - 0,36

Eine Zunahme der Weite, auch der Wandstärke der Elemente mit der Längenzunahme ist gleichfalls bei vielen Laubhölzern augenscheinlich, zumal für die grossen Gefässe des Frühlingsholzes. Quercus pedunculata ist hierfür ein exquisites Beispiel. Sanio fand den mittleren radialen Durchmesser jener Gefässe im 3. Jahresring = 0,08mm; seine definitive Grösse, welche nicht vor dem 6. Jahre eintritt, steigt auf 0,31—0,33mm. — Ueber die Veränderung der definitiven constanten Länge der Elemente in verschiedenen Stammhöhen liegt zur Zeit nur eine, bei Sanio l. c. nachzusehende Untersuchung an einem Birkenstamme vor.

Die Längen- und Weitenzunahme der Holzelemente ist bei den einen der beobachteten Fälle unmittelbare Folge entsprechender successiver Vergrösserung der Cambiunzellen, bei den andern nicht. Ersteres gilt von den Coniferen, wo sowohl die successive Vergrösserung der Cambiumzellen als auch die relativ geringe Grössenzunahme, welche die Holzelemente nach ihrer Anlegung im Cambium erfahren, deutlich ist. Der tangentiale Durchmesser der Wintercambiumzellen beträgt z. B. bei der Kiefer an einem alten, 100jährigen Stamm mehr als das Doppelte (0,026mm) wie am einjährigen Trieb (0,012); an einem jährigen Gipfeltrieb derselben Species dagegen die Länge der Cambiumzellen 0,87mm, die der Herbstholztracheiden 1,05mm. In die andere Kategorie gehören z. B. Rhamnus Frangula, Cytisus Laburnum, Caragana arborescens und wahrscheinlich die meisten Leguminosen. Die Cambiumzellen werden hier mit ihrer Entfernung vom Marke, soweit die Untersuchungen reichen, nicht oder nur unbedeutend grösser. Die Grössenzunahme kommt also auf Rechnung der aus dem Cambium hervorgegangenen Holzelemente selbst; die Holzfasern, von welchen

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, l. c. Pringsheim's Jahrb. IX, p. 52ff.

sie besonders gilt, werden z. B. bei Cytisus Laburnum 6mal so lang wie die Zellen des Cambiums.

§ 154. Zwischen successiven Zuwachszonen oder Jahresringen treten weiterhin bei vielen Holzgewächsen jene Differenzen der physikalischen Eigenschaften ein, welche der in der Technik getroffenen Unterscheidung von Splint, alburnum, aubier, sap-wood, und Kern oder reifem Holz, Herz, duramen, bois parfait, zum Grunde liegt. Splint ist das aus dem Cambium fertig gebildete Holz mit den oben beschriebenen anatomischen und den an diese sich knüpfenden physiologischen Eigenschaften. Es hat die helle, weissliche oder gelbliche Holzfarbe. Bei manchen Bäumen, wie Acer pseudoplatanus, platanoides, Buxus, ändert sich die Splintbeschaffenheit nach Nördlinger nicht, wenigstens der äussern Erscheinung, den gröbern physicalischen Eigenschaften nach. Nördlinger[1]) bezeichnet jene als Splintbäume. Bei den meisten Bäumen treten in den älter werdenden Zonen früher oder später Veränderungen der chemischen[2]) und physicalischen Beschaffenheit und in geringem Maasse auch des Baues ein. Sie sind der Anfang des mit Zersetzung endigenden Rückbildungsprocesses, und in dem Maasse als sie fortschreiten, wird das Holz unbrauchbar für seine ursprüngliche physiologische Arbeit[3]), die rein mechanische für die härter werdenden Hölzer ausgenommen. Aeusserlich tritt zunächst dunklere, je nach der Holzart verschiedene Färbung hervor, welche bis zum tiefen Schwarz der Ebenhölzer, dem dunklen Grün des Guajakholzes, dem Roth und Violett der Farbhölzer von Caesalpinien, Pterocarpus, Haematoxylon etc. fortschreiten kann. Hiermit[4]) ist sehr oft eine Zunahme des specifischen Gewichts, der Härte, Abnahme des Wassergehalts, in Summa Begründung oder Erhöhung des technischen Werths verbunden, und in diesem Falle wird speciell von reifem und Kernholz geredet; — beide Namen ziemlich willkürlich den einzelnen Fällen zugetheilt oder für successive Stadien angewendet.

Die Bildung harten und dauerhaften Kernholzes ist aber nur ein Specialfall des beginnenden Rückbildungsprocesses. Dieser kann auch rasch zum entgegengesetzten Resultat führen. »Viele Weichhölzer, z. B. kanadische Pappel und mehrere Weiden«, haben nach Nördlinger,[5]) wenn ich ihn recht verstehe, ein braunes Kernholz, welches vom Splint weder durch höheres specifisches Gewicht noch durch Härte und Dauerhaftigkeit ausgezeichnet, vielmehr zu rascher Zersetzung (mit Schimmelvegetation) geneigt ist. — Hieran schliesst sich die im alten lebenden Baume in manchen Fällen eintretende völlige Desorganisation des Holzes, von welcher unten noch die Rede sein wird.

Abgesehen von diesen Vorkommnissen weist die anatomische Untersuchung keine Veränderung des ursprünglichen Baues und der ursprünglichen Dicke der Zell- und Röhrenwände bei der Kernholzbildung nach, vielmehr lediglich Veränderungen in den stofflichen Eigenschaften dieser und in dem Inhalt.

---

1) Technische Eigensch. d. Hölzer, p. 28 ff.

2) Vgl. die Zusammenstellung bei Hofmeister, Pflanzenzelle p. 247, und die technische Literatur.

3) Rossmässler, Tharander Jahrb. IV, 186 (nach Nördlinger).

4) Vgl. über diese nicht weiter hierher gehörigen Dinge Nördlinger, l. c., und Wiesner, Rohstoffe, Cap. 13.

5) l. c. p. 36.

Die Membranen sind infiltrirt von heterogenen organischen Körpern, und diese treten vielfach auch als mehr oder minder vollständige Ausfüllung im Innenraum der Elemente und nicht minder in etwaigen Spalten und Rissen des Holzes auf. Die Färbungen der Kernhölzer sind diejenigen der infiltrirten Körper.

Ihrer Qualität nach sind letztere meist verbrennliche, organische Verbindungen, im Einzelnen äusserst mannichfaltig, wenn man die Gesammtheit der Fälle überblickt. Es genügt hier, mit Hinweis auf die technische Literatur[1], zu erinnern an die färbenden Körper und Chromogene der Farbhölzer, die Harzinfiltrationen im Holze vieler Coniferen, von Guajacum u. a. m., von welchen Körpern übrigens keineswegs gesagt sein soll, dass sie in den betreffenden Hölzern für sich allein, und nicht vielleicht mit andern nicht näher untersuchten gemengt, das Kernholz durchtränken, und dass nicht zwischen den in den Membranen und in den Hohlräumen befindlichen Gemengen Verschiedenheiten obwalten. Es liegen über diese Fragen noch keine hinreichend genauen Untersuchungen vor. Sanio[2]) fand in einer Reihe nicht als Farbholz dienender Laubhölzer (Ailantus, Prunus domestica, spinosa, Amygdalus communis, Zanthoxylon fraxineum, Rhamnus cathartica, Sorbus aucuparia, Gleditschia, Periploca u. a.) sowohl im Innern der Gefässe als in den Membranen Körper, die in ihrem ersten Auftreten im Innern der Gefässe farblos, später durch gelbe bis rothe Farbe von einander verschieden, mit einander übereinstimmten in ihrer hohen Resistenz gegen alle Lösungsmittel. Aetzkali verändert sie nicht, Schulze'sche Mischung bei Siedehitze bewirkt erst Entfärbung, dann Lösung.

Hiernach wäre es wohl möglich, dass das Auftreten eines bestimmten Körpers oder einer Reihe nahe verwandter und nach den einzelnen Holzarten verschiedener für die Kernholzmetakrase allgemein charakteristisch und das Auftreten von Harzen, bestimmten Farbstoffen u. s. f. nur eine bestimmten Einzelfällen eigene, jenes begleitende Erscheinung ist.

Bei Caragana arborescens fand Sanio im Innern der Gefässe des gelben Splints zuerst nur Luft; in etwas höherem Alter einen gelben Körper von den angegebenen Eigenschaften; in dem von einem rothen Ring begrenzten missfarbigen Kern, und zwar schon in dem rothen Ring selbst, war jener Körper wieder verschwunden. Diese Erscheinung dürfte kein Argument dagegen enthalten, dass das Auftreten der in Rede stehenden Infiltrationskörper für die Kernholzbildung charakteristisch ist, sondern nur anzeigen, dass sie in bestimmten Fällen Dislocationen oder rasch eintretende weitere Zersetzungen erfahren können.

Im Innern der Gefässe und Zellenlumina erscheinen die Infiltrationskörper jeglicher Qualität zunächst in Form von Wandüberzügen, manchmal in doppelter Lage, hie und da, bei reichlicher Anhäufung, mit halbkugeligen ins Innere ragenden Prominenzen oder stellenweise biconcave, quer durch das Lumen gehende Platten bildend, homogen, selten (Castanea vesca) granulirt, öfters mit Sprüngen und Rissen. Die Gesammtheit dieser Erscheinungen deutet darauf hin, dass sie zuerst in flüssiger Form erscheinen und später erhärten. Sehr hochgradige Ansammlungen erfüllen die Lumina vollständig, wie z. B.

1) Vgl. die Zusammenstellung bei Wiesner, l. c.
2) Bot. Ztg. 1863, 126. — Vgl. auch Hartig, ibid. 1859, p. 100.

beim Guajak- und den Ebenhölzern. In den Gefässen und den Spalten des Campeche-Holzes kommen zuweilen grünliche Krystalle (Haematoxylin?) vor[1].

Der Aufgabe dieses Buches liegt es fern, die bei dem mangelhaften Stande der bezüglichen chemischen Kenntnisse schwierige Frage nach dem Ursprung der Infiltrationskörper zu discutiren, insonderheit zu untersuchen, in wieweit sie aus Umsetzung anderer, ursprünglich vorhandener Körper an den Orten selbst, wo sie sich finden, entstanden oder von anderswoher an diese Orte gelangt sind, und welches in letzteren Fällen ihr Ursprung ist. Es mag daher hier nur kurz darauf aufmerksam gemacht sein, dass schon die angeführten anatomischen Verhältnisse auf ziemlich complicirte Vorgänge hindeuten und dass mit den eben gebrauchten Ausdrücken keinerlei genetische Theorie praejudicirt sein soll.

Als letztes und zum Gegentheil einer Kernholzbildung im Sinne der Technik führendes Stadium der geschilderten Veränderungen tritt bei Harz und Balsamgemenge bildenden Hölzern nach vorliegenden Angaben streckenweise eine bis zum völligen Schwinden fortschreitende Verdrängung der normalen Membranen durch Harz- und Balsammassen ein; bei anderen, nicht harzbildenden eine Umwandlung in desorganisirte Schleim- und Gummimassen. Das mit Balsam infiltrirte Holz von Pinus Strobus, Abies pectinata fliesst nach Wigand[2]) in eine Harzmasse zusammen, und in dem Maasse als dies geschieht nehmen die Wände der Tracheiden und Zellen an Dicke ab, um sich zuletzt in der structurlosen Harzmasse zu verlieren. Auch die zollweiten, balsamerfüllten Canäle, welche nach Karsten[3]) das Holz der Copaifera-Arten durchziehen, und ähnliche von dem Stamme der Drybalanops aromatica berichtete Erscheinungen[4]) können, nach den vorliegenden Daten, kaum anders zu Stande kommen als unter theilweiser Desorganisation und Auflösung der Holzelemente. —

Die von Wigand beschriebene, allerdings wohl vielfach in das Gebiet der Pathologie gehörende Bildung des Kirschgummi durch Desorganisation des Holzes der Amygdaleen geht theils von Gefässen, theils von Holzparenchymgruppen und Markflecken aus. Vgl. Wigand, l. c.

Zu den organischen Infiltrationskörpern kommen, wie Crüger[5]) fand, bei einer Anzahl durch hochgradige Verkieselung fast aller Theile ausgezeichneten Pflanzen, nämlich den Chrysobalaneen Hirtella silicea, Petraea volubilis, P. arborea und der Tectona grandis, beträchtliche Anhäufungen von Kieselsäure im alten Holze hinzu. In den Lumina der Zellen und (beim Tek-Holze ausschliesslich) der Gefässe finden sie sich als amorphe, den Raum mehr oder minder vollständig ausfüllende Massen. Im Splint kommen diese nach den vorliegenden Angaben nicht vor. Ueber sonstige Differenzen zwischen Splint und Kern in dem Gehalt an unverbrennlichen Bestandtheilen gestatten die vorliegenden Daten kein sicheres Urtheil.

In dem Inhalte der Zellen des Holzkörpers, sowohl der Markstrahlen als der Holzstränge, auch der Thyllen, wo solche vorkommen, tritt bei der Kernbildung zu den beschriebenen die wesentliche Veränderung hinzu, dass die für

1) Flückiger and Hanbury, Pharmacographia p. 188.
2) Pringsheim's Jahrb. III, 165. — Vgl. übrigens dagegen Dippel, Bot. Ztg. 1863, p. 256.
3) Bot. Ztg. 1857, 316.
4) Vgl. Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, p. 202.
5) Bot. Ztg. 1857, p. 297.

die lebende Zelle charakteristischen Bestandtheile, insonderheit das allverbreitete Amylum, dauernd verschwinden[1]), um durch Luft oder Infiltrate ersetzt zu werden. Das Schwinden der Stärke aus den Zellen trifft in den untersuchten Fällen ziemlich genau mit dem Auftreten der übrigen Charaktere des Kernholzes zusammen.

Wie in dem Vorstehenden schon mehrfach angedeutet ist, tritt bei den verschiedenen Baumarten die Umbildung oder Rückbildung des Splintholzes zu Kernholz in verschiedenem durchschnittlichem Alter und bei den einen mehr allmählich, bei andern plötzlich ein. Bei Fraxinus excelsior fand Gris im 40jährigen Stamm, bei der Birke im 35jährigen in allen Jahresschichten reichlich Stärke, erstere Species ist nach Nördlinger (l. c.) durch sehr breiten Splint ausgezeichnet, Betula alba »Splintbaum«. Fagus silvatica hatte in dem von Gris untersuchten 95jährigen Stamme in den 15 äussersten Jahresringen reichlich Stärke, von da bis zum 35. allmähliche Abnahme, weiter innen völliges Fehlen derselben. Quercus pedunculata hat nach Nördlinger 8—13 Jahreslagen Splint. Gris fand den Amylumgehalt der Zellen bei einem 58jährigen Eichen-Stamme mit dem 16., bei einem 98jährigen mit dem 21. Jahresring ziemlich plötzlich aufhörend. Robinia Pseudacacia hat 3—5 sowohl durch Amylumgehalt als helle Farbe von dem dunkeln Kern scharf abgesetzte Splintringe. Castanea vesca verhält sich ähnlich (Gris und Nördlinger). Nach den auf die gröberen technisch verwerthbaren Differenzen gegründeten Angaben ist die Mannichfaltigkeit in dieser Beziehung eine sehr grosse.

Aus dem Angegebenen geht nicht minder schon hervor, dass bei derselben Baumart und selbst bei demselben Individuum, Stamm oder Ast, innerhalb bestimmter specifischer Grenzen vielfache individuelle Verschiedenheiten vorkommen, nach Alter, Kräftigkeit der Entwicklung und speciell Holzbildung verschiedener Stammhöhe; und zwar sowohl wenn man die relative Splint- und Kerndicke nach der Zahl der Jahresringe als wenn man sie nach absolutem Maasse bestimmt. Selbst auf verschiedener Seite desselben Querschnitts ist die Zahl der Jahresringe, welche Splinteigenschaften zeigen, eine verschiedene[2]). —

Das bisher Gesagte bezieht sich auf das in dem unverletzten Stamme eingeschlossene Holz. Bekanntlich treten in Folge von Verwundungen nicht selten Veränderungen des Holzes ein, deren Ausdehnung in bestimmter Beziehung zu Ort und Ausdehnung der Wunde entsteht, und welche den für die Kernholzbildung charakteristischen ähnlich sind. Die Zersetzungsprocesse, welchen sie ihre Entstehung verdanken, mögen von denen bei der Kernbildung vielfach verschieden sein[3]). Auf der andern Seite kommen jedoch manchmal in beiden Fällen so ähnliche Erscheinungen vor — wie z. B. die Verharzung bei Coniferen, die Bildung des schwarzen harten Holzes bei Ebenaceen, dass angenommen werden kann, es werde hier derselbe Process, welcher normal langsamer eintritt, durch Verwundung beschleunigt oder provocirt.

---

1) Sanio, Stärkeführende Zellen, p. 19 (1858). — Id. Bot. Ztg. 1860, p. 202. — A. Gris, Comptes rendus 1866, Tom. 70. p. 603.

2) Vgl. besonders die ausführlichen Angaben für die Eiche bei Duhamel, Physique des arbres I, p. 46 ff.

3) Vgl. z. B. Nördlinger, l. c. p. 37.

e. Individuelle und locale Abänderungen.

§ 155. Innerhalb der typischen Eigenschaften, welche in Vorstehendem erörtert wurden, zeigt der Bau des Jahresrings bei derselben Species bestimmte Verschiedenheiten, je nachdem er aus irgend welchem Grunde verschieden kräftig entwickelt ist; der einzelne, schwach entwickelte Ring oder selbst Ringabschnitt eines sonst kräftig gewachsenen und die Gesammtheit der Ringe eines schwach verdickten Baumes zeigen wesentlich das gleiche Verhalten. Dieses ist ein anderes bei den Nadelhölzern, als bei den untersuchten Laubhölzern.

Bei den ersteren ist nach Mohl ganz allgemein die relative Stärke der weiträumigen Frühlings- und der engräumigen Herbstschicht, und der mehr oder minder plötzliche Uebergang der einen in die andere nach der Stärke der Ringe verschieden und zwar im allgemeinen, und mit specifischen oder vielleicht individuellen Modificationen[1], im Stamme in umgekehrtem Sinne wie in der Wurzel. In jenem bildet die äussere, engräumige und dickwandige Zone des Ringes einen um so grösseren und um so weniger scharf vom innern abgesetzten Theil dieses, je dünner der Ring ist. In der Wurzel ist sie desto stärker, je dicker der Ring; in den bei Wurzeln vorherrschenden schwachen, bei der Weisstanne z. B. im Mittel nur etwa 0,2^{mm} breiten Jahresringen besteht sie oft nur aus 3—4 Lagen und setzt sich scharf gegen die weiträumige Innenzone ab.

Bei den untersuchten Laubhölzern (Fraxinus, Fagus, Quercus pedunculata, Morus, Broussonetia, Rhus, Sophora, Gymnocladus etc.)[2] nimmt mit der Dicke der Ringe ihr mittlerer Theil ab, derart, dass sie in den extremen Fällen nur aus Frühlingsholz und Herbstgrenze bestehen. Am schärfsten tritt dieses hervor bei Morus, Rhus und den genannten Leguminosen, wo die Holzfasern im gut entwickelten Ringe auf den mittleren Theil beschränkt sind, in dem schwachen aber gänzlich in Wegfall kommen. Stamm- und Wurzelholz stimmen in dieser Hinsicht im allgemeinen überein, und da die Jahresringe bei Wurzeln, welche einmal 2—3 Zoll Stärke erreicht haben, in der Regel äusserst schwach (0,25^{mm} und weniger dick) sind, so ergibt sich schon hieraus eine erhebliche Differenz in der durchschnittlichen Structur von Stamm- und Wurzelholz, wozu noch die weiteren, später zu erörternden Differenzen im Bau und in der Vertheilung der Formelemente hinzukommen.

Da bei den Nadelhölzern der äussere Theil des Jahresrings, bei den Laubhölzern der mittlere in Folge des Baues und der Vertheilung der Elemente im allgemeinen die relativ grösste Masse von verholzten Membranen und in Folge hiervon die grösste Dichte, Festigkeit und Härte besitzt, so erklärt sich schon aus dem Gesagten die geringere Dichte und Festigkeit des Wurzelholzes im Vergleich mit dem Stammholze. Das — technisch verwendete — Stammholz aber, von gut gewachsenen Bäumen, für welche nicht die nachher zu erwähnenden Exceptionen gelten, nimmt bei den Coniferen mit der Dicke der Jahresringe an Dichte und Festigkeit ab, bei den Laubhölzern zu.

---

1) Vgl. v. Mohl, l. c. 238.
2) Vgl. v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, l, c. — Sanio, ibid. 1863, p. 397.

Diese Regeln erleiden jedoch für die Stämme eine erhebliche Modification durch die locale Aenderung der relativen Herbstholzbreite in verschiedener Stammhöhe, welche Sanio[1]) bei einigen gut gewachsenen Hochstämmen von Pinus silvestris gefunden hat. In diesen nämlich nimmt die relative Breite des Herbstholzes in jedem Jahresring, unabhängig von der Gesammtbreite, vom Wipfel nach dem Grunde hin zu, so dass z. B. das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz der nämlichen drei äussersten Jahresringe in der Stammhöhe von 27^{m} 1 : 10,6, in 1^{m} Stammhöhe 1 : 2,5 beträgt. Die Festigkeit und technische Brauchbarkeit des Holzes aus verschiedener Stammhöhe ist hiernach eine sehr ungleiche. Nach den Angaben der Techniker[2]), welche das Holz des oberen Schaftes von Laub- und Nadelhölzern weniger schätzen als das des untern, kann vermuthet werden, dass ähnliche Verhältnisse, wie die von Sanio bei der Kiefer gefundenen, bei Baumstämmen allgemein verbreitet sind; doch könnte die verschiedene technische Brauchbarkeit auch andere Gründe, z. B. Differenzen in der Kernholzbildung, und in den einzelnen Fällen verschiedene Ursachen haben. Zur Begründung allgemeiner Regeln oder Gesetze bedarf es hier jedenfalls noch ausgedehnterer Untersuchungen.

§ 156. Die bei manchen Hölzern typische (vgl. p. 518) Undeutlichkeit der Jahrringgrenzen kann auch bei solchen mit typisch scharfer Markirung, zumal bei schwacher Entwicklung der Ringe, als individuelle Erscheinung vorkommen; bei excentrischer Ringbildung oft derart, dass zwei auf der stärkeren Seite distincte Ringe auf der schwächeren in einen zusammenfliessen. Sowohl im Stamme als besonders in Wurzelhölzern, bei Laub- und bei Nadelbäumen ist solche Verwischung der Ringgrenzen öfters beobachtet.[3]) Sowohl bei dem einseitigen Zusammenfliessen andrerseits getrennter Ringe, wie in den Fällen, wo die Zahl der vorhandenen und completen geringer ist als die der bekannten Lebensjahre des Holzkörpers, muss aber unterschieden werden zwischen dem partiellen oder gänzlichen Ausbleiben des Dickenzuwachses in einer Vegetationsperiode und dem Ausbleiben der Ringmarkirung bei stattfindendem Zuwachse. Beides kann vorkommen, ersteres ist z. B. für unterdrückte Bäume nachgewiesen[4]); welches von beiden Verhältnissen in einem zur Untersuchung kommenden Falle stattgefunden hat, lässt sich nachträglich meist kaum mehr bestimmen.

Wie schon oben angedeutet wurde, scheinen nach den vorliegenden Daten und Controversen[5]) die Araucarien zu den in Rede stehenden individuellen Differenzen bei stattfindendem Dickenwachsthum besonders zu neigen. Schacht spricht der A. brasiliensis die Markirung der Jahresringe, auch gegen Göppert's Widerrede ab. Kraus beschreibt dagegen zwei Stammstücke derselben Species, das eine zwar mit concentrischen Zonen, aber ohne Spur einer Jahresgrenze, das andere mit 11 durch scharf markirtes Herbst- und Frühlingsholz ausgezeichneten Jahrringen. Ein Stammstück eines (in freiem Lande cultivirten gut gewachsenen Exemplars von A. excelsa zeigt mir 16 Ringe, welche für das blosse Auge so

---

1) Pringsheim's Jahrb. IX, p. 115.

2) Vgl. Nördlinger, Techn. Eigensch. d. Hölzer p. 130.

3) Vgl. T. Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 86. — v. Mohl, Botan. Ztg. 1862, 228 ff. — Kraus Bau d. Nadelhölzer l. c. p. 146. — Nördlinger, Der Holzring, p. 21.

4) Vgl. R. Hartig, Bot. Ztg. 1870, 527.

5) Vgl. über diese Schacht, Göppert, Bot. Ztg. 1862, u. Kraus, l. c.

scharf hervortreten, dass man überrascht ist, sie an dünnen Schnitten mit starker Vergrösserung erst suchen zu müssen. Letzteres hat seinen Grund darin, dass jeder Ring der Hauptmasse nach aus dickwandigen, ziemlich gleichartigen Tracheiden besteht und nur an der Grenze gegen den nächstinnern eine schmale Zone dünnwandigerer (Frühlingsholz) Elemente enthält. Diese sind nur wenig weiter als die dickwandigen, eine scharfe Grenze zwischen beiden eben so wenig, wie eine deutliche Abplattung der ersteren zu bemerken. Aus diesen Gründen tritt die Grenze zwischen den Ringen für die Mikroskopuntersuchung wenig hervor, während dem blossen Auge die Mitte der zartwandigen Zone als scharfe Demarkationslinie erscheint. Möglicherweise ist bei den controversen Stämmen der A. brasiliensis das gleiche Verhältniss vorhanden. Ein mit schmalen Ringen versehener, etwa 2cm dicker Ast desselben Exemplars von A. excelsa zeigt theils dasselbe Verhalten, theils entschiedene Abplattung der Tracheiden an der Herbstgrenze.

Der gegenwärtigen anatomischen Betrachtung liegt die Frage im Grunde fern, ob auch bei unseren typisch einen Jahresring bildenden Gehölzen die Bildung zweier successiver Ringe in einer Vegetationsperiode als individuelle Abweichung von der Regel vorkommt. Immerhin muss bemerkt werden, dass diese Erscheinung als seltene Ausnahme, und zwar in Folge einer Unterbrechung des sommerlichen Zuwachses durch äussere Ursachen (Frost, Dürre, Insectenfrass, Hagelschlag etc.) angegeben wird[1]. Ueber die anatomischen Verhältnisse dieser anomalen Doppel-Jahresringe liegen keine anderen Angaben vor, als dass ihre Abgrenzung gegeneinander meist undeutlich ist; nur bei den 1846 mitten in sehr üppiger Vegetation durch Hagelschlag unterbrochenen Sprossen von Sambucus nigra gibt Unger »zwei deutliche Holzringe« an.

§ 157. Die vorhandenen Untersuchungen ergeben, dass der Bau der meisten Hölzer innerhalb der durch Vorstehendes angegebenen Grenzen im Wesentlichen constant bleibt. Allein auch hiervon kommen Ausnahmen vor, deren bemerkenswertheste die Esche, Fraxinus excelsior, darstellt[2]. Bei einem gut gewachsenen Baume dieser Art zeigt der etwa 2—3mm breite Jahresring innen eine Frühlingsholzzone, bestehend aus wenig verdickten Fasern, zwischen welche weite, von Strangparenchym umgebene Gefässe eingesetzt sind; dann folgt nach aussen die starke Mittelschicht, bestehend aus dickwandigeren Fasern mit zerstreuten, kleineren, ebenfalls von Strangparenchym umgebenen Gefässen; zu äusserst endlich die aus mehreren Reihen von Strangparenchym mit kleinen sehr dickwandigen Gefässen bestehende Herbstgrenzschicht. Bei sehr dünnen Jahresringen tritt die oben beschriebene Reduction der Mittelschicht ein. An sehr üppigen, auf nassem Boden gewachsenen jungen Bäumen mit über 12mm dicken Jahresringen fand v. Mohl die Fasern weniger dickwandig und die Gefässe, zumal die grossen, enger als bei mässig starken Ringen. Sanio fand nun ein Exemplar, welches durch concentrische, enge Gefässe enthaltende Parenchymzonen in der Mittelschicht von der gewöhnlichen Form auffallend verschieden war, nur in einem Stücke einen dieser gleichen Jahresring hatte. Ein anderes, kümmerliches, bei 14 Jahren nur 15mm dickes Stämmchen zeigte im Gegensatz zu der für schmale Jahresringe geltenden Regel auffallend schwache Entwicklung, an den dünnsten Ringen geradezu Ausbleiben der charakteristischen Frühlingsschicht und allenthalben ausgezeichnet enge Gefässe. Die mittlere Weite der grössten dieser betrug in einem Ringe 0,07mm, die der grossen Gefässe in v. Mohl's breitringigen Stämmen 0,17mm, in dem normalwüchsigen etwa 0,26mm. — Sparmannia africana zeigt, wie Sanio l. c. 399

1) Unger, Bot. Ztg. 1847, p. 265. — Nördlinger, Holzring, p. 10.
2) v. Mohl, l. c. p. 269. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, 398.

näher beschreibt, sogar in successiven Querabschnitten desselben Stammes oder sogar auf verschiedenen Seiten desselben Ringes auffallend verschiedenen Bau. indem breite Binden unregelmässigen grosszelligen Parenchyms das einemal vorhanden sind, das anderemal fehlen.

f. Verschiedenheiten des secundären Holzes ungleichnamiger Glieder derselben Pflanze.

§ 158. Der Holzkörper des Stammes und seiner Zweige hat bei den in Rede stehenden Gewächsen, innerhalb der in Vorstehendem bezeichneten Schwankungsgrenzen, den gleichen Bau. Bei den Bäumen finden jedoch Grössenunterschiede statt, indem in den Aesten nicht nur die Stärke der Jahresringe, sondern auch die Grösse der Gewebeelemente geringer ist, als im Stamme. So wenigstens nach den vorliegenden, an Nadelhölzern gemachten genaueren Untersuchungen, welche p. 521 erwähnt wurden.[1])

Eine weit weniger allgemeine Uebereinstimmung herrscht zwischen der speciellen Structur des Holzkörpers im Stamme und seinen Aesten einerseits und andrerseits den Wurzeln derselben Pflanze. Es gibt vielmehr hier zwei verschiedene extreme Fälle, Pflanzen mit durchaus dem Stammholz ähnlichem Wurzelholz und andere mit dem entgegengesetzten Verhalten; zwischen beiden Extremen allerdings auch manche intermediäre.

Der erste beider Fälle betrifft die gymnospermen und dicotylen Bäume und Sträucher. Ihr Wurzelholz ist in Form, Bau und Vertheilung der Gewebeelemente dem Stammholze zwar niemals ganz gleich, die Verschiedenheiten betreffen aber meist nur Grössenverhältnisse und untergeordnete Variationen der Structur.[2]) Erstere bestehen in durchschnittlich beträchtlich geringerer Stärke des ganzen Jahresrings, welche allerdings grossen Schwankungen unterworfen ist, aber auf minimale Grösse herabsinken kann; bei der Weisstanne z. B. auf 0,117^{mm}, während sie allerdings andrerseits auch 2—3^{mm} erreicht; bei Laubhölzern kann sie sogar kleiner sein als der mittlere Durchmesser der im Jahresring befindlichen Gefässe, wobei dann der Ring undulirten, bei den Gefässen erweiterten Umriss haben muss. Sodann in Verschiedenheiten der Weite und Wanddicke gleichnamiger Gewebetheile. Letztere betreffen Einzelheiten der Wandstructur und, bei Laubhölzern, die Vertheilung der ungleichnamigen Gewebeformen im Jahresring. Am deutlichsten und einfachsten treten diese Verhältnisse wiederum bei den Nadelhölzern hervor. Nach v. Mohl's Messungen sind bei der Weisstanne die Tracheiden der Wurzel von denen des Stammes im Frühlingsholze ausgezeichnet durch um durchschnittlich $^1/_4$ grössern radialen, um $^1/_5$ grössern tangentialen Durchmesser und grössere Länge; die des Herbstholzes durch grösseren Radialdurchmesser und weiteres Lumen. Dazu kommt vielfach geringere absolute Wanddicke der Wurzeltracheiden und eine — hiervon vielleicht unabhängige — grössere Weichheit des Holzes; ferner die mit der Stärke der Jahresringe abnehmende, in sehr dünnen fast fehlende Entwicklung der dickwandigeren Herbstholzzellen. Aehnliche, bei v. Mohl und

1) Vgl. auch v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 161. — Schacht, ibid. p. 409 ff.
2) v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, 225, 269.

Schacht l. c. zu vergleichende Verhältnisse kehren bei anderen Abietineen wieder. Die Differenzen zwischen dem Holze der Wurzel und dem von Schacht damit verglichenen der Aeste sind in Beziehung auf die Weite der Tracheiden aus oben angegebenen Gründen noch grösser als beim Stammholze. Die Tüpfel auf den Radialseiten der Tracheiden sind im Wurzelholz der Coniferen vielfach in zwei Längsreihen geordnet, sowohl wenn die Seite nur mit einer, als auch wenn sie (bei alternirenden Reihen) mit zwei Nachbartracheiden in Berührung steht, während beim Stammholze Einreihigkeit Regel ist. (Vgl. p. 509.)

Das Wurzelholz der Laubhölzer ist von dem Stammholze im Allgemeinen ebenfalls durch grössere »Porosität« und Weichheit ausgezeichnet. Diese steht einestheils in naher Beziehung zu dem mit der Dickenabnahme der Jahresringe sich ändernden Bau derselben, wovon schon p. 527 die Rede war. Da bei den untersuchten Gehölzen der mittlere feste Theil der Ringe in den schwach entwickelten bis zum völligen Fehlen zurücktritt, diese demnach vorwiegend aus den weiten und relativ dünnwandigen Gefässen der Frühlingsgrenze bestehen, so muss schon hierdurch der bezeichnete Unterschied eintreten. An und für sich nehmen hierbei die grossen Gefässe des Wurzelholzes im Vergleich mit denen des Stammholzes bei der Esche und Eiche an durchschnittlicher Weite ab. Bei der Buche und in geringerem Grade auch bei der Birke und Aspe ist dagegen die durchschnittliche Weite der innern Gefässe auch schon in relativ starken Jahresringen der Wurzel grösser wie im Stamme. Diese Vermehrung der relativen Grösse des gesammten Lichtraums der Gefässe ist nach v. Mohl bei der Buche und Aspe die einzige anatomische Ursache der grösseren Porosität des Wurzelholzes. In anderen Fällen kömmt dazu eine mehr oder minder erhebliche — bei Berberis $1/3$ betragende — Zunahme der Weite von Tracheiden und Zellen, und eine entsprechende Abnahme ihrer durchschnittlichen Wanddicke. Dies gilt, ausser Berberis, für Fraxinus, Betula, Quercus.

§ 159. Der andere der beiden unterschiedenen extremen Fälle innerhalb des allgemeinen Bauplans, von dem Stamme und seinen Aesten höchst verschiedene anatomische Zusammensetzung des Wurzelholzes, findet sich in weiter Verbreitung bei krautigen Dicotylen, zumal perennen und biennen, deren Wurzeln Reservestoffe, wie Stärke, Inulin etc. und augenscheinlich grosse Wassermengen aufspeichern. Am auffallendsten ist der Unterschied wohl ausgeprägt bei den fleischigen Rübenpfahlwurzeln cultivirter Pflanzen, Brassica Rapa und Napus, Daucus, Raphanus u. a., immerhin sind dies aber nur Specialfälle einer allgemein verbreiteten Erscheinung. Der allgemeinste anatomische Charakter dieser Wurzeln besteht in dem Zurücktreten der specifischen Holzelemente gegen das Parenchym. Derselbe wird auf verschiedene Weise erreicht,

1) durch schwache Entwicklung des gesammten, innen vom Cambium liegenden Holzkörpers gegenüber

a) der bleibenden parenchymatischen primären Aussenrinde oder

b) des relativ sehr starken, vorwiegend wiederum parenchymatischen secundären Bastes,

2) durch Ausbildung einer relativ geringen Menge specifischer Holzelemente, d. h. Gefässe und Fasern in dem seiner Gesammtmasse nach stark entwickelten Holzkörper.

Für 1) a) sind z. B. die einjährigen, gegen 2mm dicken Nebenwurzeln einiger Asclepiadeen zu nennen. Bei der strauchigen Asclepias curassavica ist der Holzkörper derselben über 1mm dick, cylindrisch, im Bau dem Stammholz ähnlich. An den starken Wurzeln des Rhizoms von Ascl. Cornuti und Vincetoxicum officinale beträgt der grösste Durchmesser der ursprünglichen diarchen Gefässplatte weniger als 0,3mm, die Breite der daran gesetzten secundären Holzmasse weniger als halb soviel, alles übrige ist, mit Abrechnung der schwachen Bastzone, primäres Rindenparenchym. Ferner gehören hierher die Nebenwurzeln von Piperaceen, und die ihr Gefässbündel nicht oder nur andeutungsweise verdickenden, p. 371 genannten.

Der ungleich häufigere, unter 1) b) genannte Fall, auf welchen bei Betrachtung von Bast und Rindenveränderung noch zurückzukommen sein wird, findet sich z. B. bei der Wurzel von Taraxacum, Rubia, Umbelliferen. Eine gerade vorliegende, 4mm dicke Wurzel von Taraxacum hat z. B. einen cylindrischen Holzkörper von nur etwa 0,3mm Durchmesser.

Der speciell hierher gehörige Fall 2) endlich findet sich am exquisitesten bei Brassica und Raphanus. Die Hauptmasse des Rettigs und der Rüben ist der vorwiegend parenchymatische Holzkörper; Bast und Aussenrinde nicht mehr als 1—2mm dick. Zwischen den 1) b) und 2) genannten exquisiten Fällen findet sich eine Menge intermediärer mit geringerem Unterschiede zwischen der Masse des Holzkörpers und der von Bast und Aussenrinde, z. B. Wurzeln von Umbelliferen, Scorzonera hispanica, Rheum Rhaponticum etc. In dem Maasse aber als in diesen Fällen die relative Stärke des Holzkörpers wächst, nimmt auch in ihm gewöhnlich das Verhältniss zwischen Parenchym und specifischen Holzelementen zu Gunsten des ersteren zu, wenn es erlaubt ist, eine allgemeine Regel für die im Einzelnen sehr mannichfaltigen Fälle auszusprechen.

Die Tracheen des Holzkörpers sind bei den in Rede stehenden Wurzeln, soweit bekannt, ausschliesslich Gefässe, mit netzförmig (dabei oft treppenartig quermaschig) verdickter oder behöft getüpfelter Wand, nicht selten von letztgenanntem Bau an den Grenzflächen gegen einander, von ersterem an den an ungleichnamiges Gewebe stossenden. Sie sind durchschnittlich erheblich weit, manchmal kommen weitere mit auffallend engeren zusammen vor. Sie werden zunächst immer begleitet von längsgestreckten prismatischen, mit spitzen, oder horizontalen Enden übereinander stehenden Zellen, welche Faserzellen in oben bezeichnetem Sinne heissen mögen, und deren Inhaltsverhältnisse noch genauer vergleichender Untersuchung bedürfen; neben diesen von kurzzelligem Parenchym, welches seiner Form und Stellung nach dem Strangparenchym entspricht. Tracheiden scheinen nicht vorzukommen, jedoch bedarf es auch hierüber noch fernerer Untersuchung. Zwischen die somit nach der allgemeinen Regel aufgebauten Holzstränge springen dann, ebenfalls der allgemeinen Regel entsprechend, bei stärkerer Entwicklung des Holzkörpers die Markstrahlen verschiedener Ordnung ein. Dieselben sind, soweit bekannt, immer parenchymatisch, ihre Elemente von dem Strangparenchym durch Gestalt, Stellung, specielle Inhaltsbeschaffenheit nach den oben beschriebenen Regeln im allgemeinen zu unterscheiden, je nach den einzelnen Fällen aber entweder von jenem sehr deutlich oder nicht scharf verschieden. Sieht man von den 1 a) bezeichneten Fällen mit ganz schwachem Holzkörper ab, so vertheilt sich die massige Parenchymbildung auf Holzstrang und Markstrahlen in zweierlei Hauptformen — wiederum allerdings mit mancherlei intermediären.

1) Schmale Holzstränge sind durch breite parenchymatische Markstrahlen getrennt resp. zerklüftet. Sie bestehen der Hauptmasse nach aus Gefässen und Faserzellen, letztere meist eng, derbwandig und verholzt; die Markstrahlen sind starke Parenchymmassen, mit grösstentheils dünnen, unverholzten Zellwänden. Hieher die obengenannten Fälle mit stark entwickelten Haupt-Markstrahlen, Urtica, Cucurbita, Symphytum officinale etc. Vergl. p. 488, Fig. 203, 204.

2) Bei den meisten eigentlich fleischigen Wurzeln gehört die Hauptmasse des Parenchyms im Holzkörper dem Holzstrang selbst an. In seinem innersten, an die primären Gefässplatten grenzenden Theile besteht derselbe aus einander ziemlich genäherten, nur durch schmale ein- bis wenigschichtige Streifen meist unverholzter Parenchym- oder Faserzellen getrennten Gefässen. In dem hier meist vorhandenen Falle der Abwesenheit von Haupt-Markstrahlen kann man von Markstrahlen überhaupt kaum reden, dieselben sind nur durch einzelne radiale Parenchymstreifen angedeutet. In den Fällen relativ schwacher Holzkörper (Taraxacum, Rubia etc., 1, b) bleibt es bei diesem Sachverhalt. Bei reichlicher Ausbildung des Holzkörpers dagegen (2) wie bei Rheum, Scorzonera hispanica, Pastinaca, den Rübenwurzeln von Brassica und Raphanus [1]) nimmt mit fortschreitendem Dickenwachsthum die Parenchymbildung im Holzstrang zu. Derselbe wird seiner Hauptmasse nach aufgebaut aus Parenchymzellen mit unverholzten Wänden, ausgesprochen longitudinaler Streckung und radialer Reihung; und in diesem massigen dünnwandigen Strangparenchym liegen Gruppen eng verbundener, selten ganz vereinzelte Gefässe, begleitet von engen in der Regel unverholzten Faserzellen, im Querschnitt unterbrochene, in centrifugaler Richtung an Zahl zunehmende Radialreihen und ebenfalls unterbrochene concentrische Zonen, in ihrem Längsverlauf ein spitzmaschiges Netz bildend. Zwischen die parenchymatischen Holzmassen springen die Markstrahlen ein. Ihre Zellen sind von denen des Holzstranges in manchen Fällen durch Gestalt — meist radial-liegend — und durch verschiedenen Inhalt ausgezeichnet. So bei Rheum, wo die liegenden Zellen der zahlreichen, nur 1—3 Zellen breiten und meist nur 6—10 Zellen hohen Strahlen durch den reichen Gehalt an gelbem Farbstoff (Chrysophansäure) von den aufrechten, vorwiegend stärkehaltigen Strangparenchymzellen scharf verschieden sind; bei der cultivirten Pastinakwurzel, wo die dicht von Stärkekörnchen erfüllten 1—3 reihigen Markstrahlzellen gegen die engern langgestreckten, weniger stärkereichen Strangzellen scharf contrastiren, u. s. w.

Andrerseits gehören aber hierher viele der oben angedeuteten Fälle, in welchen eine scharfe Grenze zwischen Strahlen- und Strangparenchym nicht besteht. Die Strahlen lassen sich zwar in ihrer Mitte durch mehr radiale Streckung der Zellen, durch den Gesammtverlauf etc. auf dem Querschnitt unterscheiden, gehen aber in das angrenzende Strangparenchym ganz allmählich über. So z. B. Scorzonera hispanica, Raphanus, Brassica, fleischige Rübenwurzel von Daucus.

Mit den vorstehenden kurzen Angaben und Beispielen soll und kann nur auf die bemerkenswerthesten Erscheinungen der Structur des Holzkörpers fleischiger Wurzeln hingewiesen werden. Zur Veranschaulichung der nach

---

1) Vgl. Nägeli, Beitr. I, p. 25.

Species überaus mannichfaltig abändernden Einzelverhältnisse und der nicht minder mannichfaltigen Intermediärformen zwischen den vorwiegend parenchymatischen und den mehr und mehr holzigen, d. h. mit dem Stammholze im Bau mehr übereinstimmenden, sei auf die Beschreibungen der officinellen Wurzeln in der pharmacognostischen Literatur (Wigand, Flückiger, Berg), besonders auf die Darstellungen in Berg's Atlas verwiesen. Die Abänderungen des Holzbaues, welche innerhalb derselben Species, nach Individuen, zum Theil wohl durch äussere Verhältnisse veranlasst, und in dem gleichen Individuum bei Wurzeln verschiedener Ordnung und Stärke vorkommen können, sind für diese erheblich grösser als alle für das Stammholz bekannten bezüglichen Erscheinungen. Die auffallendsten Beispiele hierfür liefern wiederum die in der spontanen Form dünnwurzeligen, in manchen cultivirten Varietäten mit fleischiger Rübenwurzel versehenen Pflanzen, wie Brassica-Arten, Raphanus, Daucus u. a. In der Hauptwurzel der spontanen Daucus Carota verhält sich die Dicke des Holzkörpers zu der umgebenden Rinde (Bastschicht), nach den Querschnittsradien ausgedrückt, etwa wie 5 : 3. Der ziemlich feste Holzkörper besteht in den Strängen aus engen Faserzellen, welche mindestens 8—10mal so lang als breit, beiderseits spitz, mit mässig verdickter, klein-getüpfelter Membran versehen sind; und aus in Radialstreifen geordneten, ziemlich weiten Gefässen, deren Wände fast ausschliesslich quere Hoftüpfel zeigen. Zwischen den Strängen zahlreiche Markstrahlen aus einer bis mehreren Lagen etwa isodiametrischer grosser Parenchymzellen. Weitere Einzelheiten, welche zumal von dem innersten Theil des Holzkörpers erwähnt werden könnten, mögen hier als unwesentlich bei Seite bleiben. In der cultivirten gelben Mohrrübe verhält sich der Radius des Holzkörperquerschnitts zu dem der umgebenden vorherrschend parenchymatischen Rinde (Bastschicht) etwa wie 1 : 7. Die Gefässe sind, wenigstens ganz vorherrschend, quermaschige Netzgefässe, Faserzellen fehlen durchaus, an ihrer Stelle finden sich weite, zartwandige, mit horizontalen Flächen aufeinanderstehende Parenchymzellen, durchschnittlich zweimal so lang als breit. Markstrahlen sind zwar andeutungsweise zu erkennen, aber von dem Strangparenchym nicht scharf abgegrenzt. —

Es scheint mir ausserhalb der Aufgabe dieses Buches zu liegen, eine Uebersicht aller untersuchten Hölzer, etwa als Schlüssel für Holzbestimmungen zu geben. Auch für den letztgenannten Zweck wird man in Vorstehendem Anhaltspunkte finden. Im Uebrigen sei verwiesen auf die citirte Literatur, speciell auf die phamacognostische, auf Wiesner's Rohstoffe des Pflanzenreichs. Hartig's Forstl. Culturpflanzen und dessen Aufsatz: Zur vergl. Anat. der Holzpflanzen, Bot. Ztg. 1859, p. 93, und ganz besonders: Sanio, Ueber die Zusammensetzung des Holzkörpers etc. Bot. Ztg. 1863, p. 401. Joseph Möller's reichhaltige »Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes«, Wien 1876, konnten für vorliegende Arbeit nicht mehr benutzt werden.

III. Der Bast.

§ 160. Der Cambiumring der normalwüchsigen Dicotyledonen und Gymnospermen fügt auf seiner Aussenseite der ursprünglichen, durch die Siebtheile der Gefässbündel bezeichneten Bastzone des Stammes die secundären Bastschichten hinzu. Aehnliches erfolgt in oben beschriebener Weise an den primären Siebgruppen der Wurzeln. Die secundären Zonen schliessen sich an die ursprüngliche unmittelbar an und bilden mit dieser zusammen die Gesammtheit der Bastzone oder des Bastkörpers. Die Aussengrenze dieses wird durch die der primären Siebtheile und der Markstrahlabschnitte zwischen ihnen gebildet. Sie hebt sich, zumal durch die ersteren, von den ungleichnamigen Geweben der Aussenrinde scharf ab, ganz besonders in den bei Stengeln vorwiegend häufigen Fällen, wo Sklerenchym die ursprünglichen Siebtheile aussen stützt oder umscheidet. Nägeli [1]) hat diese Aussengrenzzone der Bastschicht, der Bezeichnung der Holzinnengrenze als Markscheide entsprechend, Rindenscheide genannt.

Der ursprüngliche Bau dieser Grenzzone ergibt sich aus den in früheren Paragraphen gegebenen Darstellungen; der gesammte Bau des Bastes aus jenen und dem hier zu beschreibenden des secundären Zuwachses. Hierzu kömmt aber ferner, dass der Bau des Bastes eine stete Veränderung erfahren muss, so lange durch die Cambiumthätigkeit das Volumen des von ihm umschlossenen Körpers wächst; denn jede einmal vorhandene Zone erleidet ja hierdurch eine stets zunehmende Dehnung in der Richtung der Oberfläche und muss durch dieselbe irgendwie afficirt werden. Zwischen den ursprünglichen und den durch die peripherische Dehnung veränderten Verhältnissen findet nun allerdings nothwendiger Weise ein stetiger Uebergang statt, so lange Dickenzuwachs dauert, und bei jedem im Zusammenhang betrachteten Bastkörper müssen thatsächlich immer die successiven Veränderungsstadien zur Beobachtung kommen. Dies muss immer im Auge behalten werden. Für die Darstellung aber ist es nothwendig, den anfänglichen Bau von den Veränderungen in Folge peripherischer Dehnung zu trennen. Hier soll zunächst der erstere, letztere im nächsten Capitel betrachtet werden.

Die Gliederung des Bastkörpers (§ 135) ist der des Holzkörpers in sofern gleich, als er besteht aus den Haupt- und Theilsträngen verschiedenen Grades, welche durch die grossen und kleinen Markstrahlen (in Kürze Baststrahlen) von einander getrennt, resp. zerklüftet werden. Gleichnamige Strahlen und Stränge von Holz und Bast entsprechen sich und passen in der Cambiumzone aufeinander. Die ursprüngliche Gestalt und Grösse der Markstrahlen und in Folge hiervon der Verlauf der Stränge sind die gleichen, wie in dem zugehörigen Holze.

§ 161. Von den Gewebearten sind für den secundären Bast normalwüchsiger Dicotylen und Gymnospermen ausnahmslos charakteristisch Siebröhren und Parenchym. Als mindestens sehr häufige Begleiter dieser ferner

---

1) Dickenwachsthum etc. d. Sapindaceen, p. 13.

Krystallschläuche (vgl. p. 148); sodann sklerenchymatische Elemente und zwar in erster Linie langgestreckte Faserzellen, die Bastfasern, nicht selten auch kurzes Sklerenchym, Steinsklerenchym, (»Steinzellen«); endlich sind Milchröhren und Secretbehälter für den Bast bestimmter Species resp. Familien charakteristisch. Wie schon aus der in früheren, besonders im V. Capitel gegebenen Beschreibung der Gewebearten zum Theil hervorgeht, sind dieselben, mit selbstverständlicher Ausnahme des Sklerenchyms, im Baste sämmtlich mit zarten unverholzten weichen Wänden versehen. Nägeli hat daher die Collectivbezeichnung Weichbast für alle nicht sklerenchymatischen Theile des Bastes eingeführt. Die Elemente des Weichbastes sind ursprünglich meistens eng, den Zellen des Cambiums, aus welchem sie hervorgehen, dauernd ähnlich, zumal auf Querschnitten oft schwer vom Cambium und von einander zu unterscheiden. Aus diesem und weit mehr noch aus dem anderen Grunde, weil die Weichheit der Gewebe die Herstellung guter Präparate einigermassen schwierig macht, blieb der Bau des Bastes und seine Unterscheidung vom Cambium lange höchst unklar und die genauen Darstellungen, welche Th. Hartig schon 1837 gab, blieben unverstanden, bis sie Mohl 1855 zu verdienten Ehren brachte[1]. Aus denselben Gründen lassen auch neuere Untersuchungen oft zu wünschen übrig und ist die specielle Anatomie des Bastes von den Meisten karg behandelt.

§ 162. Parenchym bildet immer die Haupt- und Grundmasse der Markstrahlen. Die Form und Anordnung seiner Zellen sind denen des zugehörigen Holzes gleich oder sehr ähnlich. In den Strängen findet es sich ebenfalls als constanter Bestandtheil, meist gleich dem Holzparenchym hervorgegangen aus ein- bis mehrmaliger Quertheilung der Gewebemutterzellen in den Strangabschnitten des Cambium und ursprünglich dementsprechend angeordnet (Fig. 210 vgl. auch Fig. 198, p. 479); seltner ohne Quertheilung, entsprechend den Ersatzfasern nur aus Längstheilung der Gewebemutterzellen entstanden.

Die Siebröhren (Cap. V) sind constante, specifische Bestandtheile der Stränge des normalen Dicotyledonen-Weichbastes. Sie sind immer von Parenchym begleitet, und beide Gewebe bei den meisten Holzgewächsen im allgemeinen so angeordnet, dass die Siebröhren einfache oder zwei bis mehrfache tangentiale Reihen bilden, welche durch Parenchym unterbrochen sein können und mit tangentialen Parenchymreihen abwechseln. Die ursprüngliche Radialreihung der Secundärelemente bleibt hierbei vielfach erhalten oder wenigstens erkennbar; in jeder cambiogenen Radialreihe wechseln daher, mehr oder minder regelmässig, immer eine oder einige Siebröhren mit Parenchym ab.

Mit geradezu schematischer Regelmässigkeit findet sich dieses Verhalten im Baste der Cupressineen und vieler Taxineen[2]. Der Querschnitt des Bastes (Fig. 211) zeigt hier regelmässige, radiale sowohl wie tangentiale Reihen. Jede vierte tangentiale besteht aus Fasern; von den drei zwischen je zwei Faserreihen liegenden ist die mittlere Parenchym, die äussere und innere eine un-

1) Vgl. p. 179, Anm.

2) Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 95, Taf. 9, 10. — v. Mohl, l. c. p. 891. — Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871.

unterbrochene Siebröhrenlage. Die Parenchymzellen sind den Siebröhren an Weite annähernd gleich (Juniperus communis), oder weiter (z. B. Thuja occidentalis). Im Stamme der Pinus-Arten (P. Strobus, nigricans, silvestris), auch der Abies pectinata wechseln unregelmässige Tangentialreihen weiter Parenchymzellen ab mit mehrschichtigen Zonen radial gereihter Siebröhren[1]. In der alten Wurzel (nicht dem Stamme) der Weisstanne finde ich zwischen zwei Siebröhren-Radialreihen öfters radiale, den Markstrahlen ähnliche einreihige Parenchymstreifen, welche nicht in der Fortsetzung der Holzmarkstrahlen liegen.

Im Baste der dicotyledonen Holzgewächse ist die Anordnung der beiderlei Gewebe, soviel aus den vorliegenden Daten geurtheilt werden kann, immer eine

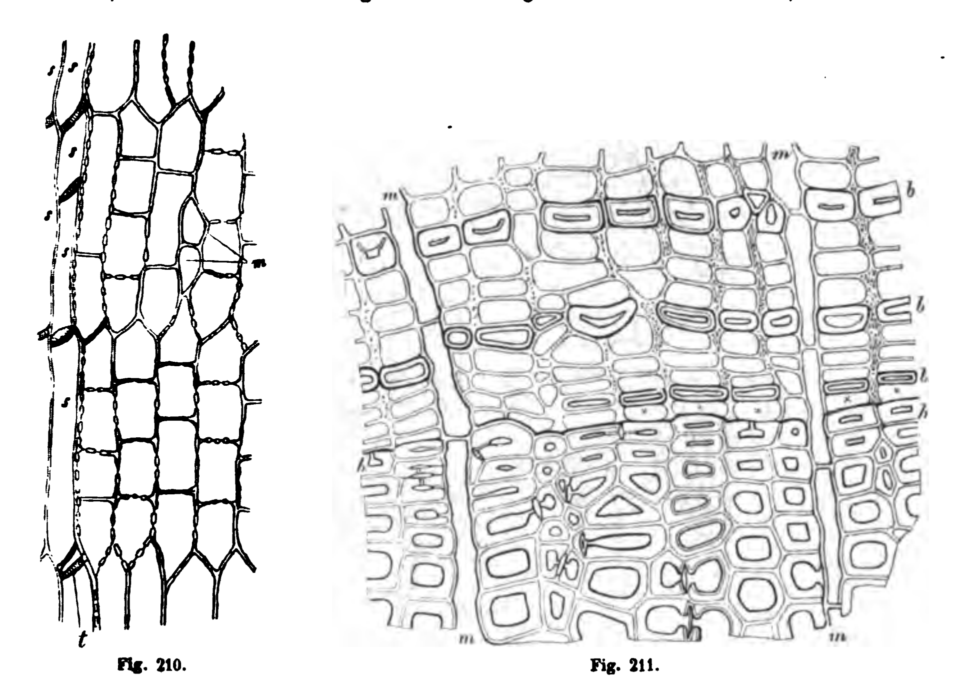


Fig. 210. Fig. 211.

minder regelmässige als bei den vorangestellten Nadelhölzern, indem die Tangentialreihen der einen Gewebeform wechselnd einfach oder doppelt bis mehrfach, und durch eingeschobene Elemente der andern Form unterbrochen sind; indem ferner nicht selten die durchschnittliche Weite der beiderlei aneinander-

Fig. 210. Cytisus Laburnum, tangentialer Längsschnitt durch die innerste Bastschicht desselben Zweiges wie Fig. 198, gleiche Vergrösserung wie diese. *s* Siebröhrenglieder. *t* eine tiefer als die Schnittfläche liegende Siebplatte. *m* kleiner, zwei Zellen hoher Markstrahl. Die übrigen Elemente sind Bastparenchymzellen, deren Entstehung aus der Quertheilung von Cambiumzellen durch die Vergleichung mit Fig. 198 deutlich wird.

Fig. 211. Juniperus communis, Stämmchen. Querschnitt durch das Herbstholz, Bast und Cambium in Winterruhe (Ende Septbr). *h—h* äusserste Herbstholzreihen, *b*, *b* Bastfaserreihen. Bei *x* nur eine Cabiumzelle zwischen *h* und *b*. *m—m* Markstrahlen.

1) v. Mohl, l. c. — Hartig, l. c. p. 12, 25, Taf. 5.

grenzenden Gewebeelemente grössere Verschiedenheiten zeigt; und zwar alsdann meistens zu Gunsten der Siebröhren, z. B. Tilia, Vitis, seltner zu Gunsten der Parenchymzellen. Die engeren Parenchymzellen, welche die Siebröhren begleiten, zeigen hier die gleiche Anordnung und die gleichen Eigenschaften wie die für das primäre Gefässbündel p. 337 beschriebenen Cambiformzellen, sie sind daher mit dem gleichen Namen zu bezeichnen. Man sieht sie im Querschnitt als schmale drei- oder viereckige Maschen den Röhren anliegen, und zwar wechselnd, theils einer, theils mehr als einer, niemals (?) jedoch allen Seiten derselben, jeder Seite aber immer nur eine. (Fig. 212)

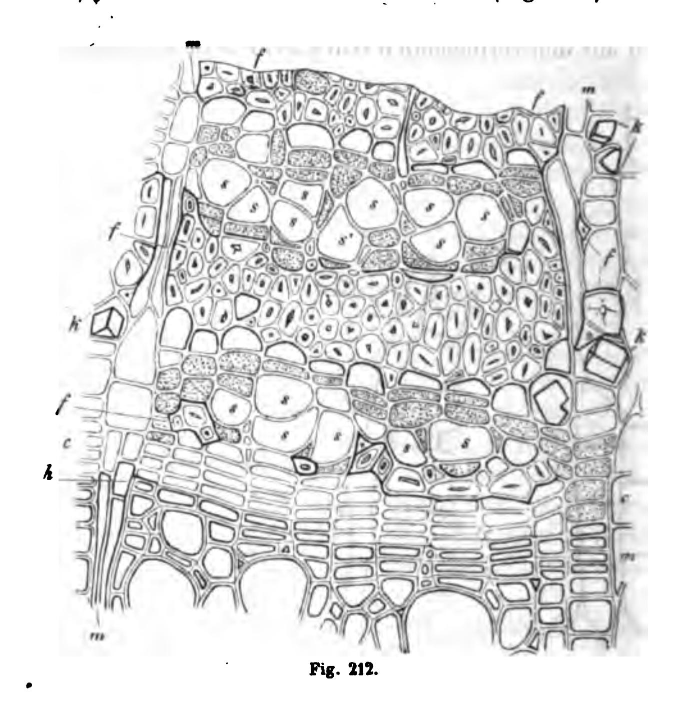


Fig. 212.

Der Länge nach verfolgt (Fig. 213) bilden sie jedenfalls in den meisten Fällen Reihen, deren jede mehrmals kürzer als das angrenzende Siebröhrenglied und durch Quertheilung der Gewebemutterzelle entstanden ist. Selten fand ich sie bei Tilia den Siebröhrengliedern an Länge gleich. Die Häufigkeit der engen Cambiformzellen scheint nach den Einzelfällen sehr ungleich zu sein; wenige

Fig. 212. Tilia argentea. Querschnitt durch den inneren Bast, Cambium und Herbstholzgrenze eines 7jährigen (im November geschnittenen) Astes (220). Das Holz ohne die Details der Membranstructur gezeichnet. *h* Aussengrenze des durch die dunkeln Umrisse seiner tangential abgeplatteten Elemente scharf begrenzten Herbstholzes. *c—c* Cambium und Jungzuwachszone. *m—m* kleine Markstrahlen, in dem rechts stehenden drei Fasern *f*. *k* Krystallschläuche mit zum Theil durch das Messer zertrümmerten Krystallen. Von dem Baststrang zwischen beiden Strahlen sind drei Faserbinden, *f*, gezeichnet; mit ihnen alternirend Weichbast, bestehend aus den Siebröhren *s*, aus amylum- und protoplasmareichen, körnig punktirten (Cambiform-) Zellen und aus anderen, etwas weiteren, an die Fasern grenzenden, durch wasserhellen Inhalt und getüpfelte Wände ausgezeichneten.

finde ich z. B. bei Pirus, Spiraea ulmifolia, zahlreiche bei Tilia. Genaueres ist von weiteren Untersuchungen zu erwarten.

Ungeachtet der beschriebenen Unregelmässigkeiten bleibt in vielen Fällen die radiale und tangentiale Reihung der Elemente in den Hauptzügen erhalten und jede Tangentialreihe enthält, wie besonders die ihr folgenden Längsschnitte zeigen, vorwiegend entweder Siebröhren oder Parenchym. Die verschiedensten Pflanzen, z. B. ausser den genannten Populus, Salix, Punica, Ficus, Sambucus, Fagus (Mohl), Aesculus, Ribes, zeigen in dieser Beziehung die grösste Uebereinstimmung, wenn auch grosse Verschiedenheiten untereinander in der durchschnittlichen Grösse der Elemente und der speciellen Gestaltung der Siebröhren (vgl. p. 180). Es mag nicht überflüssig sein hinzuzufügen, dass, soweit meine Erfahrung reicht, das Gleiche im Wesentlichen auch für die gewöhnlichen officinellen Rinden gilt und dass nur der vertrocknete Zustand, in welchem diese meist zur Untersuchung kommen, die deutliche Erkennung des Sachverhalts bisher theilweise verhindert hat.

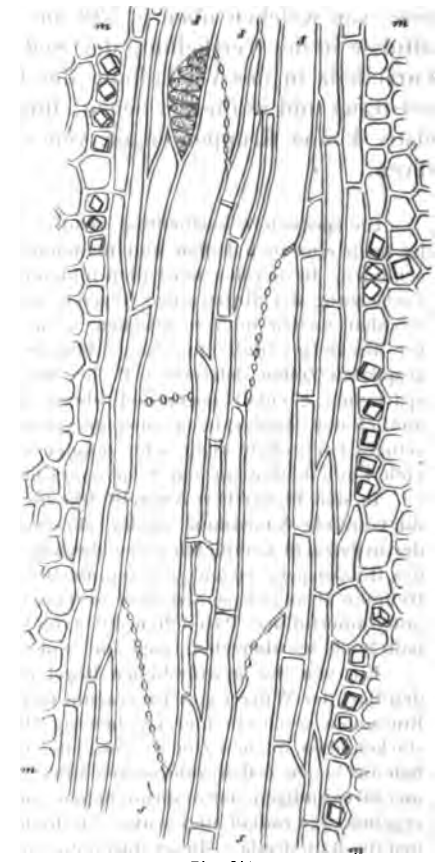


Fig. 213.

Unregelmässiger geordnet als in den bisher besprochenen Fällen sind die Weichbastelemente bei Holzgewächsen aus den Familien der Apocyneen (Nerium Oleander), Asclepiadeen (Ascl. curassavica), Convolvulaceen (Convolvulus Cneorum), Campanulaceen (Camp. Vidalii), auch wohl den Cichoriaceen und den p. 337 unter 2) genannten durch sehr kleine Siebröhren im primären Gefässbündel ausgezeichneten Pflanzen. Zwischen relativ weiten Parenchymzellen, welche die Reihenanordnung einigermassen beibehalten, stehen hier Gruppen enger Elemente, welche letztere im Querschnitt sehr verschiedene, drei- bis vieleckige Gestalten zeigen und augenscheinlich aus wiederholten allseitswendigen Längstheilungen ursprünglicher Gewebemutterzellen hervorgegangen sind. Die so gruppirten engen Elemente sind die Siebröhren und Cambiformzellen; bei den

Fig. 213. Vitis vinifera, Bast eines mehrjährigen, 1cm dicken Astes, im Sommer (Anfang Juli). Tangentialschnitt (145). *s*, *s* Siebröhren, die geneigten und eine horizontale leiterförmige Endfläche längs durchschnitten, mit Ausnahme einer am oberen Rande, welche schräg gegen ihre Fläche gesehen wird. *m*, *m* Markstrahlen; an der Grenze dieses gegen den Siebröhrenstrang Krystallschläuche.

Cichoriaceen, Campanula und Lobelia schliessen sich der englichtigen Gruppe zugleich die Milchröhren an.

Die beschriebene Anordnung der Strangelemente des Weichbastes gilt, soweit die vorhandenen Untersuchungen reichen, sowohl für die Stämme als die Wurzeln der Gehölze.

Ueber die Stengel krautiger Gewächse liegen wenige eingehendere Untersuchungen vor; nach den vorhandenen sind sie aber von den Holzgewächsen bezüglich der in Rede stehenden Verhältnisse nicht wesentlich verschieden.

Die vorwiegend parenchymatischen Wurzeln mit sehr starkem secundärem Baste, von welchen oben p. 532 die Rede war, zeigen in diesem ähnliche Verhältnisse in der Vertheilung der Siebröhren, wie das massig parenchymatische Wurzelholz in der Vertheilung der Gefässe. Jedem Holzstrang entspricht ein Baststrang und in diesem liegen, innerhalb massigen grosszelligen Parenchyms relativ kleine Gruppen enger, von engen gestreckten Zellen begleiteter Siebröhren.

Die speciellere Vertheilung, relative Menge, Form der in Betracht kommenden Gewebe ist nach einzelnen Fällen und manchmal selbst bei nahe verwandten Pflanzen sehr verschieden. In den meisten Fällen bilden die Stränge im Querschnitt relativ schmale, in der Fortsetzung der Holzstränge liegende radiale Streifen zwischen weitzelligen Parenchymstrahlen, welche im Wesentlichen, wenn auch nicht immer ganz genau die Fortsetzung derer des Holzes sind. Die Stränge bestehen aus engen gestreckten, selbst spindelförmig zugespitzten Zellen (letzteres z. B. bei der spontanen Form von Daucus Carota), und immer spärlichen, ebenfalls engen Siebröhren zwischen diesen. Die einzelnen Radialstreifen sind ähnlich den Holzsträngen entweder zusammenhängend oder durch eingeschobenes grosszelliges Parenchym mehr oder minder unterbrochen. Beispiele für dieses Verhalten sind viele Umbelliferenwurzeln, Scorzonera hispanica, Cichorium, Argemone etc.

In den Rhabarber-Wurzeln (Rheum undulatum, rhaponticum) findet sich im Grunde die nämliche Anordnung wieder, aber modificirt durch die Form- und Mengenverhältnisse der in Betracht kommenden Gewebeelemente. Die einreihigen liegenden Parenchymstrahlen des Holzkörpers setzen sich ununterbrochen durch die Bastzone fort. Die durch sie getrennten Stränge bestehen ihrer weitaus überwiegenden Masse nach aus aufrechten grossen (amylumerfüllten) Parenchymzellen und zwischen diesen liegen sehr vereinzelt, und deshalb leicht zu übersehen, enge und von engen gestreckten Zellen begleitete Siebröhren.

Ein von der gewöhnlichen Regel mehr abweichendes Verhalten endlich wird durch den Bast der Wurzel von Taraxacum respräsentirt. Schmale concentrische röhrenführende Ringzonen wechseln hier regelmässig ab mit breiten, durchschnittlich etwa 16 Zelllagen starken eben solchen Zonen grosszelligen Parenchyms. Die röhrenführenden Zonen bestehen aus engen Zellen, zahlreichen Milchröhren und spärlichen Siebröhren; die grosszelligen aus zartwandigen, der ursprünglichen cambialen Form und Anordnung entsprechend in sehr regelmässige radiale und senkrechte Reihen gestellten Zellen. An zahlreichen Punkten gehen die Radialreihen dieser durch die röhrenführenden Zonen, diese unterbrechend, ohne jedoch aus besonderem, von dem der Ringzone verschieden gestaltetem Strahlenparenchym zu bestehen. Die Wurzeln von Chelidonium, Papaver verhalten sich zwischen denen von Taraxacum und der ersten Kategorie intermedär.

§ 163. Bei den Pflanzen, welche Milchröhren haben (p. 195), können die ungegliederten dem secundären Baste fehlen; ich fand dieselben wenigstens nicht in ihm bei Vinca, Asclepias curassavica, Euphorbien. In den meisten Fällen sind sie, und speciell die gegliederten, soweit die Untersuchung reicht immer, vorhanden, und alsdann charakteristische Begleiter oder Vertreter der Siebröhren. Die grossen ungegliederten Röhren bei Ficus, Maclura, Morus folgen

vereinzelt den Siebröhrenzügen. Die gegliederten, meist netzförmigen bilden mit den Siebröhren zusammen Gruppen, welche sowohl in dem einzelnen Baststrang als mit denen benachbarter Stränge durch Verbindungsäste anastomosiren. In dem Baste der Papayaceen ist das Milchröhrennetz, wenigstens im Vergleich zu seiner Reichgliedrigkeit im Holze, relativ spärlich entwickelt. Bei den übrigen hierher gehörigen Pflanzen sind die Milchröhren immer relativ sehr zahlreich, was besonders in den strauchartigen Stämmen (Sonchus pinnatus, Campanula Vidalii) und in den Wurzeln von Cichoriaceen, Campanulaceen, Papaveraceen auffällt, und in dem Maasse als ihre Zahl zunimmt, treten die Siebröhren zurück. In den an Milchröhren sehr reichen Baststrängen von Cichoriaceen-Wurzeln (Lactuca virosa, Taraxacum) sind, wie schon oben erwähnt wurde, nur spärliche enge Siebröhren vorhanden; im Secundärbaste der Wurzel von Platycodon grandiflorus fand ich letztere gar nicht, ohne allerdings ihre völlige Abwesenheit behaupten zu wollen. Am schlagendsten tritt jene wechselseitige Vertretung im Baste von Papaveraceen-Wurzeln hervor: Pap. Rhoeas und Argemone mexicana haben nur sehr vereinzelte Siebröhren neben dem reich entwickelten Milchröhrennetze; bei Chelidonium majus sind jene zahlreicher, wenn auch die Milchröhren vorherrschen; Glaucium luteum hat keine Milchröhren und dafür starke Siebröhrengruppen.

§ 164. Ueber das Vorkommen protogener secretführender Gänge im Weichbaste wurde theilweise schon im XIII. Capitel anticipirend berichtet. Sie kommen nur in solchen Pflanzen und Theilen derselben vor, welche sie auch in den primären Geweben besitzen, und unter diesen keineswegs in allen. Ihre Stellung ist wohl immer in den Strängen, nicht in den Markstrahlen.

Von den in Frage kommenden Dicotyledonenfamilien wurde ihr Vorkommen im Secundärbaste von Stamm und Wurzel bei den Terebinthaceen, Burseraceen, Clusiaceen schon oben erwähnt. An denselben Orten sind sie, soweit bekannt, bei allen Umbelliferen und den Araliaceen vorhanden, bei mächtiger Entwicklung des Bastes im Querschnitt unterbrochene radiale und concentrische Reihen von nach Species verschiedener Anordnung bildend.[1])

In dem secundären Baste des Stammes, resp. der Aeste von Pittosporum Tobira treten relativ spät Gänge auf; van Tieghem fand in einem 10mm dicken Aste vier concentrische Reihen. Im Secundärbast der Wurzel dieser Pflanze wurden sie nicht gefunden.

Unter den gangführenden Compositen haben die einen auch im secundären Baste Gänge, z. B. Helianthus, Centaurea atropurpurea; im Baste der Wurzel von Inula Helenium liegen die gleichen, weiten, soweit bekannt beiderseits blind geschlossenen und von zartem Epithel bekleideten Gänge wie im secundären Holze. Andere Compositen entbehren der Gänge am bezeichneten Orte, sie haben dafür in dem Strahlenparenchym zerstreute secreterfüllte Schläuche, z. B. Echinops, Tagetes patula (vgl. p. 211).

Die an protogenen Harzgängen anderweitig so bevorzugt reichen Coniferen bilden solche, mit wenigen Ausnahmen, im secundären Baste nicht. Die Ausnahmen betreffen erstlich die bis in die Bastzone reichenden blinden Enden der

---

1) Vgl. die Abbildungen von Umbelliferenwurzeln bei Wigand, Pharmacognosie, und Berg, Atlas, Taf. 8, 9, 14, 22.

horizontalen Gänge in den Markstrahlen der p. 505 genannten Abietineen. Längsverlaufende Gänge treten nach van Tieghem im Secundärbaste der p. 158 erwähnten Araucaria Cookii, brasiliensis und Widdringtonia cupressoides auf. Die bei anderen Coniferen vorkommenden harzerfüllten Räume sind nachträgliche, hysterogene, im § 173 zu besprechende Desorganisationsproducte.

Sekretführende Schläuche treten in dem Weichbast, abgesehen von den Krystall führenden, bei den im § 33—35 genannten Pflanzen auf, theils ohne erkennbare Regel zerstreut, theils in bestimmter, ebenfalls in den genannten Paragraphen angegebener Ordnung.

§ 165. Die Sklerenchymfasern des Bastes, Bastfasern oder, nach älterer Terminologie katexochen »Bastzellen«, haben die im II. Capitel allgemein beschriebene Form und Structur. Bezüglich der letzteren ist noch hervorzuheben, dass die ihre Grenze gegen Weichbastelemente wie gegen einander bildende Membranlamelle hier besonders häufig eine unverholzte, weiche Cellulosehaut ist, welche die mehr oder minder verholzte dicke Fasermembran wie eine distincte Scheide umgibt.[1]) Vgl. Fig. 211, 212.

Die Bastfasern fehlen dem Baste vieler Pflanzen vollständig, sowohl dem secundären als der Aussengrenze des primären. So in den Stämmen resp. Aesten von Ribes, Viburnum Lantana,[2]) Pittosporum Tobira, undulatifolium, Citriobatus multiflorus, Porlieria, Centradenia grandifolia, Berberis vulgaris, Wurzeln vieler krautiger Dicotyledonen. Sie sind also kein allgemein wesentlicher Bestandtheil des Bastes. In den allerdings überwiegend zahlreichen Fällen, wo sie vorhanden sind, treten sie auf

1) nur an der Aussengrenze der primären Stränge, deren Siebtheile umgebend (vgl. p. 438), und nicht im secundären Zuwachs. So im Stamm und Ast von Fagus, Betula, Alnus, Platanus, Viscum, Menispermum, Viburnum Opulus, Convolvulus Cneorum, Nerium, Cornus, Punica, Camellia japonica, Drimys Winteri, Ephedra distachya, Abietineen etc.[3]);

2) sowohl an der bezeichneten Aussengrenze, als auch im Innern des Secundärbastes. Das letztere Verhalten ist wohl, zumal unter den Gehölzen, das häufigste. Bezüglich der relativen Menge und Vertheilung der Fasern zeigt es sehr mannichfache Modificationen.

In den Markstrahlen sind Fasern selten vorhanden, z. B. vereinzelt bei Tilia, vgl. Fig. 212. Die Hauptformen ihrer Vertheilung in den Strängen sind folgende.

a. Concentrische Schichten oder Reihen von Fasern wechseln mit ebensolchen von Weichbast regelmässig ab. Beiderlei Schichten von benachbarten Strängen passen annähernd, wenn auch nicht immer ganz genau aufeinander, so dass sie um den ganzen Stamm gehende, durch die Markstrahlen unterbrochene Ringzonen bilden.

Mit besonderer Regelmässigkeit tritt diese Erscheinung, wie schon p. 536 erwähnt, bei den Cupressineen und manchen Taxineen ein, wo jede vierte secundäre

---

1) Siehe Graf z. Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871, p. 516 ff.

2) Hanstein, Baumrinde, p. 17.

3) Vgl. Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 13, 212, 326 u. s. f. — Hanstein, l. c. p. 21 — Schacht, Der Baum p. 381. — v. Mohl, l. c. p. 891.

tangentiale Zellreihe zu einer einschichtigen Faserzone wird, welche zwei dreischichtige Weichbastzonen von einander trennt. Vgl. Fig. 211.

Bei den Dicotyledonen kommt eine derartige strenge Regelmässigkeit nicht vor. Die Faserschichten sind immer durchschnittlich aus 2 oder mehr Tangentialreihen zusammengesetzt und die Zahl dieser Reihen wechselt in demselben Individuum sowohl nach den successiven Ringzonen als auch innerhalb des einzelnen Strangabschnitts; dem entsprechend ist auch die Stärke der Weichbastzonen

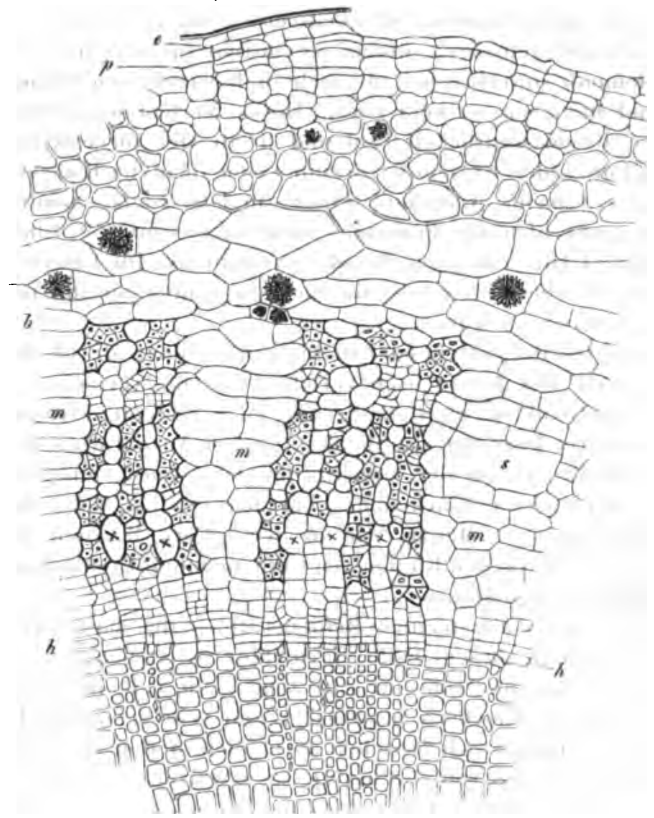


Fig. 214.

ungleich. Die in Rede stehenden Verhältnisse sind ferner nach den Species mannichfaltig verschieden. Immerhin findet für viele Arten eine innerhalb der bezeichneten Schwankungsgrenzen regelmässige Abwechslung concentrischer Faser- und Weichbastzonen von bestimmter durchschnittlicher Breite statt; theils

Fig. 214. Sparmannia africana. Zweig, Querschnitt (80). Unter *h—h* Holz. Ueber *h—h* zunächst Cambiumzone, dann nach oben, resp. aussen Bastschicht, deren Aussengrenze bei *b*. — *m* grössere Markstrahlen; die mit + + bezeichneten einfachen Radialreihen kleinere. Mit den Markstrahlen alterniren schmale Baststränge aus wechselnden Faser- und englichtigen Weichbastgruppen bestehend. An der Aussengrenze des Bastes Schläuche oder Zellen mit sternförmigen Krystallen. — *e* Epidermisrest, *p* Periderma. *s* Rest eines schleimführenden Schlauchs nach Auswaschung des Schleims.

mit Beibehaltung der urspünglichen Radial- und Tangentialreihung der Fasern jedes Strangabschnitts, z. B. Vitis, Spiraea ulmifolia, Pterocarya caucasica. Acerarten; in den meisten Fällen mit auf dem Querschnitt unregelmässiger Stellung derselben in Folge der Längsstreckungsverschiebung (p. 484): Tilia. Cheirostemon, Sparmannia, Malvaceen, Medinilla, Salix-Arten, Ladenbergia globosa[1]), Vasconcella monoica, Guajacum, auch Clematis Vitalba; vgl. Fig. 212 und 214. —

b. Concentrische, mit Weichbast abwechselnde Faserzonen sind zwar im allgemeinen zu unterscheiden, streckenweise auch regelmässig geordnet, im Ganzen jedoch unregelmässig, indem sie sowohl im einzelnen Strange durch Weichbastelemente unterbrochen als auch in benachbarten Strängen ungleich zahlreich und ungleich vertheilt sind. Dieses Verhalten mit mannichfachem Wechsel der durchschnittlichen Zahl und Breite der successiven Zonen nach Species und Individuen ist dem Baste sehr vieler dicotyler Holzgewächse eigen. z. B. Quercus, Corylus, Carpinus, Pirus, Juglans regia, Sambucus nigra[2]). Daphne Mezereum, Rhamnus Frangula, Simaruba officinalis[3]), Ulmus[4]), Glycine sinensis, Quillaja, Olea europaea, Populus pyramidalis. Die Fasern der einzelnen Gruppe stehen hierbei selten (Corylus, Carpinus) radial gereiht, meist im Querschnitt unregelmässig geordnet.

c. Im Querschnitt einzeln oder in kleinen Gruppen durch den Weichbast zerstreute Fasern, der Länge nach verfolgt ebenfalls vereinzelt oder schmale mit andern spitzwinkelig anastomosirende Züge bildend, kommen dem Baste zahlreicher anderer Dicotylen zu; theils in grosser Anzahl über den Querschnitt desselben vertheilt, wie in der äusseren Bastzone von Ladenbergia magnifolia und im Baste der meisten Cinchonen[5]), bei Ficus elastica, Morus, Celtis[6]); theils in relativ sehr geringer Menge, wie in der innern Bastzone letztgenannter Ladenbergia, den officinellen Rinden von Cinnamomum, Croton Eluteria[7]), Larix europaea[8]) Mahonia aquifolium.

Da die Fasern der allgemeinen Reihenordnung des Bastes eingefügt sind. so bilden sie auch in diesem Falle, je dichter sie stehen, um so deutlicher. unterbrochene radiale und concentrische Zonen, wie z. B. bei der von Berg l. c. Taf. 35 abgebildeten Cinchona macrocalyx und sehr schön bei Laurus Sassafras. Ueberhaupt finden sich zwischen den hier und den unter b aufgezählten Vertheilungsformen, wie von vornherein zu erwarten, vielerlei intermediäre. für welche insonderheit die Cinchonaceen-Rinden eine lehrreiche Stufenreihe darbieten. Auch Ulmus verdient hier nochmals genannt zu werden.

Das Auftreten der kurzen (Stein-) Sklerenchymelemente im Baste soll zur Vermeidung von Wiederholungen im nächsten Capitel betrachtet werden.

§ 166. Krystallschläuche sind in dem secundären Baste vielfach ein charakteristischer, mitunter selbst vorwiegender Bestandtheil; ihr Vorkommen

1) Berg, Atlas, Taf. 29.
2) v. Mohl, l. c. 879.
3) Berg, Atlas, Taf. 28 etc.
4) Hartig, l. c. p. 466.
5) Vgl. Berg, Atlas, Taf. 29—35.
6) Hartig, Forstl. Cultpfl. p. 450.
7) Berg, l. c. 36, 37.
8) Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 43.

ist jedoch ebensowenig wie das der Fasern ein allgemein verbreitetes. Sie liegen sowohl in den Markstrahlen, als in den Strängen, in letzteren alsdann meistens jene aus je einer Gewebemutterzelle hervorgegangenen, oft im Zusammenhang isolirbaren, kurzgliedrigen Längsreihen bildend, welche p. 145. gekammerte Schläuche genannt worden sind (vgl. Fig. 213). Als wenigstens partielle Ausnahmen von dieser Anordnungsweise wurden oben schon Guajacum und Quillaja genannt; in wie weit solche, d. h. isolirte kurze Schläuche noch anderwärts in den Strängen vorkommen oder nicht, sei dahingestellt, eingehende Untersuchungen darüber liegen nicht vor und die meist nach Querschnitten gemachten Angaben über die Vertheilung der Krystalle geben darüber keinen Aufschluss. Die Formen der Krystalle sind theils die klinorrhombische, theils die Drusen-, Rhaphiden- oder Körnerform, eine oder mehrere bestimmte Formen für jeden Einzelfall charakteristisch. Vgl. p. 149, und Sanio, l. c.

Bezüglich des Vorkommens und Fehlens und im ersten Falle der Vertheilung der Krystallschläuche sind folgende Erscheinungen beobachtet, welche jedoch, wenigstens was meine eigenen Beobachtungen betrifft, noch der Controle bedürfen.

Ich bezeichne die auf Querschnitten vorzugsweise beobachteten Formen der Krystalle in Parenthese (k = klinorrhombische, D = Drusen, R = Rhaphiden).

1. Krystalle fehlen dem secundären Baste: Drimys Winteri, Fraxinus, Syringa, Jasminum fruticans, Mahonia aquifolium (?), Laurus Sassafras, Cinnamomum aromaticum (Zimmtcassie), Clematis Vitalba, Atragene, Aristolochia Sipho (?), Camellia japonica, Sorbus Aria, nach Hartig (Forstl. Culturpfl.) auch Cornus. Bezüglich der Krystallschläuche sind auch die Cupressineen, Taxineen u. a. Coniferen und Ephedra hierher zu rechnen, bei welchen das Kalkoxalat nicht im Innern von Schläuchen oder Zellen ab-, sondern den Membranen eingelagert ist. In den meisten der soeben genannten Gewächse finde ich auch in der Primärrinde keine Krystalle.

2. Krystalle sind im secundären Baste (und dann meistens oder immer auch im primären und in der Aussenrinde) enthalten. Und zwar alsdann

a. In den Markstrahlen sowohl als den Strängen: Nerium Oleander (k), Simaruba officinalis (k), Canella (D), Platanus, Cinnamomum zeylanicum u. Verw. (kleine Rhaphiden, vorwiegend in den Markstrahlen) Juglans regia (D, Sanio), Acer platanoides (k), Sparmannia africana (D), Carpinus Betulus, Corylus Avellana (k, D, Sanio).

b. In den Strängen allein oder doch ganz vorzugsweise: Salix-Arten (D, k), Pirus communis (k), Punica (D), Ribes (D), Guajacum (k), Galipea officinalis (R u. k), Maclura aurantiaca (k), Ulmus (k), Quillaja (k), Aesculus (k), Rhamnus Frangula (D), Quercus pedunculata (k, D), Betula verrucosa, Alnus glutinosa (k, D und Körner, Sanio), Porlieria hygrometrica (k).

c. Ausschliesslich oder ganz vorzugsweise in den Markstrahlen, und alsdann bei grösserer Breite dieser wiederum am reichlichsten an ihrer Grenze gegen die Stränge: Vitis (k, R), Tilia (k, D), Cheirostemon (D), Olea europaea (sehr kleine R), Ficus elastica (k), Croton Eluteria (D), Pistacia Lentiscus (D), Prunus Padus (D, k), P. avium (D), Kerria japonica (D), Berberis vulgaris (spärliche k nach Sanio), Lonicera tatarica (Sanio), Sambucus nigra (Körnchen, Sanio).

Die Krystallschläuche, speciell die gekammerten mit klinorrhombischen Krystallen, treten, wie Schacht[1]) hervorhebt, in vielen Fällen als Begleiter der Bastfasern auf, z. B. Acer-Arten, Pomaceen, Ulmus, Quercus, Salix, etc.[2]) Drusen

1) Der Baum, 1. Aufl. p. 228 und 238.

2) Vgl. Sanio, l. c.

kommen öfters ausschliesslich und massenhaft vor bei Abwesenheit von Fasern, z. B. Punica, Ribes; mit dem gänzlichen Fehlen letztgenannten Gewebes kann auch gänzliche Abwesenheit von Krystallen verbunden sein, z. B. Drimys Winteri.

Eine constante Beziehung zwischen dem Vorhandensein oder Fehlen genannter Gewebeformen oder zwischen einer bestimmten Gewebe- und Krystallform findet aber nicht statt, wie aus den mitgetheilten Thatsachen ersichtlich ist. So sind besonders öfters klinorrhombische Krystalle reichlich vorhanden bei Abwesenheit von Fasern im secundären Baste, z. B. Porlieria, Nerium; andrerseits fehlen die klinorrhombischen Begleiter der Faserbündel, z. B. bei Juglans regia u. a. m. Und ferner ist, wo die Faserbündel von Krystallen begleitet werden, das Vorkommen der gleichen oder einer anderen Krystallform im Weichbaste nichts weniger als ausgeschlossen.

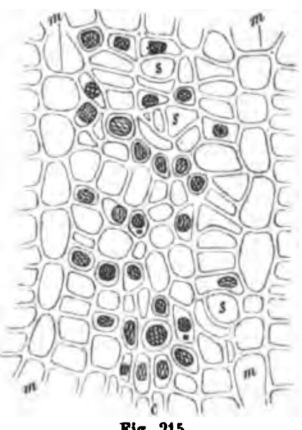


Fig. 215.

Im Weichbaste haben die Krystallschlauchreihen in den meisten Fällen unregelmässige, auf dem Querschnitt zerstreute Stellung. Manchmal dagegen sind sie in concentrische Zonen geordnet, welche mit krystallfreien regelmässig abwechseln. So bei Punica Granatum, wo der ganze Bast im Querschnitt regelmässig gestreift ist durch abwechselnde einreihige, fast ausschliesslich aus Krystallschläuchen bestehende, und wenigreihige krystallfreie Zonen, die von zahlreichen einreihigen und ebenfalls krystallfreien Markstrahlen unterbrochen sind (vgl. Fig. 215 und die schöne, in den Details allerdings nicht ganz richtige Abbildung in Berg, Atlas, Taf. 40); und bei den Ribes-Arten, wo die durch breite krystallfreie Markstrahlen getrennten Stränge aus ebenfalls krystallfreien mehrreihigen Weichbastzonen bestehen, welche mit durchschnittlich einreihigen ununterbrochenen Drusenzonen regelmässig abwechseln [1]).

§ 167. Ueber die Abänderungen im Bau nach den successiven Zuwachszonen, nach den ungleichnamigen Gliedern, nach individuellen Differenzen ist für den Bast bei weitem weniger auszusagen als für den Holzkörper, theils wohl wegen wirklich grösserer Einfachheit der Erscheinungen, theils weil eine Anzahl bekannter Veränderungen besser hier übergangen und erst im folgenden Capitel besprochen wird, nicht zum geringsten Theil endlich, weil es aus den schon oben angegebenen Gründen noch an eingehenderen und ausgedehnteren Untersuchungen fehlt.

Fig. 215. Punica Granatum (220). Querschnitt durch den innern Theil des Bastes eines 6jährigen Astes. *c* Cambiumsichtige Seite. *m*, *m* zwei Markstrahlen. Zwischen denselben ein Baststrang. *s*, *s* Siebröhren. Welche von den übrigen Lumina noch solchen angehören, unbestimmt. Zwischen den leeren Lumina der Weichbastelemente Querzonen von Krystallschläuchen; die in diesen enthaltenen Drusen nur durch Schraffirung angedeutet.

1) Vgl. Hanstein, Baumrinde, Fig. 15—17.

Bei den Gehölzen, deren Holzelemente und Cambiumzellen eine Zeit lang successive an Grösse zunehmen (p. 520), gilt, wie bei Grösserwerden der Cambiumelemente von vornherein zu erwarten, für den Bast im Allgemeinen das Gleiche. Der Augenschein lehrt dies für zahlreiche Coniferen und Laubhölzer, z. B. Tilia, Fagus, Nerium, auch Vitis, Cobaea. Selbstverständlich sind hierbei nur diejenigen inneren Zonen zu berücksichtigen, welche noch keine nachträgliche Dilatation erfahren haben. Genauere Untersuchungen über das Maass und die Dauer der allgemeinen Grössenzunahme und über die eventuell ungleiche Betheiligung der einzelnen Gewebearten an derselben liegen nicht vor.

Zwischen Stamm und Aesten scheinen ähnliche Grössendifferenzen zu bestehen wie beim Holze, sie sind aber auch noch nicht näher untersucht. In den Wurzeln der Bäume und Sträucher ist, soweit die Untersuchungen reichen, der specielle Bau des Bastes dem des zugehörigen Stammes sehr ähnlich, z. B. Vitis, Sambucus, Tilia, Punica. Worin die immerhin vorhandenen Differenzen bestehen, kann zur Zeit nicht angegeben werden. Dass ein anderes Verhältniss besteht zwischen den Laubstengeln krautiger Gewächse und den dazu gehörigen, zumal den fleischigen Wurzeln, wurde oben (p. 532 und 540) wiederholt besprochen.

Die Dicke der in einem bestimmten Zeitraum zuwachsenden secundären Bastzone ist, sowohl im Vergleich mit dem gleichzeitigen Holzzuwachs als nach absolutem Maass äusserst verschieden, nach Arten, Individuen, ungleichnamigen Gliedern derselben Pflanze. In beiden Beziehungen werden die extremen Fälle einerseits von den fleischigen, vorwiegend aus Bast bestehenden Wurzeln (p. 532), andrerseits von den Holz-Stämmen der Bäume und Sträucher dargestellt.

Zumal bei Bäumen mit persistenter, nicht durch Borkenbildung (§ 177) abgestossener Rinde, wie z. B. der Tanne, Buche, ist der Dickenunterschied zwischen Holz und Bast wie allbekannt ein sehr beträchtlicher, die absolute Dicke des letzteren gering. Bei der gewöhnlichen glattrindigen Buche (Fagus silvatica) ist die gesammte Bastzone nach Hartig[1]) am 100jährigen Stamm kaum über 1mm dick. Gehölze, welche ihre Rinde durch Borkebildung periodisch abstossen, zeigen, der Ausgiebigkeit dieses Processes entsprechend, stärkere Bastproduction. Als lehrreiche individuelle Abänderung tritt diese Erscheinung bei den vereinzelt vorkommenden Stämmen von Fagus silvatica auf, welche Steinbuchen genannt werden und durch dicke, rissige Rinde auffallen. Am reichlichsten findet die Neuproduction des Bastes wohl bei solchen Stämmen statt, welche wie die Weinrebe alljährlich ihre ganze Bastzone erneuern und die vorjährige abstossen.

Auf die causalen Beziehungen dieser Erscheinungen einzugehen, liegt der gegenwärtigen Darstellung fern.

Durchgreifende anatomische Charactere der Grenze successiver, den Jahrringen des Holzkörpers entsprechender Zonen sind für den Bast vielleicht noch aufzufinden, nach den derzeit vorliegenden Daten aber nicht anzugeben. Selbst in solchen Fällen, wo im Baste regelmässig abwechselnde concentrische Zonen ungleichnamiger Gewebe, zumal mit Weichbast alternirende Faserzonen auftreten, wechselt die Zahl dieser nach Jahrgängen, Alter und Individuen

1) Forstl. Culturpfl. p. 212.

und ist eine Bestimmung der Jahresgrenzen daher meist unsicher. Beispielsweise sei nach Hartig[1]) angeführt, dass bei den Weiden und Pappeln mit glatter Rinde die Zahl der Bastfaserzonen geringer als die der Lebensjahre ist, auf 10—15 Jahre nur 3—4 beträgt, während bei Entwicklung dicker borkebildender Rinde jährlich 2—4 Faserzonen entstehen. Die Acer- Arten[2]) bilden in den ersten Jahren entweder je eine oder (an der Basis der Jahresschicht je 2 successive Faserzonen, schon vom 6. Jahre ab ändert sich aber das Verhältniss derart, dass auf 100 Jahre oft nur 20—25 Faserzonen kommen. Regelmässiger sind die Zahlen bei Tilia, wo nach Hartig[3]) im jährigen Trieb (ausser dem primären) an der Basis 4, an der Spitze 1 Faserzone auftreten, zu welchen im 2. Jahre je 2—3, in jedem folgenden durchschnittlich 2 hinzukommen; ferner bei Pirus communis, welche nach Mohl[4]) jährlich eine Faserzone bildet.

Auch bei solchen Gehölzen, welche ihre Rinde alljährlich erneuern und bei welchen die Grenze des Jahreszuwachses durch die an seiner Aussenseite gebildete Peridermlage (§ 177) scharf bezeichnet ist, treten ähnliche Verschiedenheiten auf wie die soeben erwähnten. Lonicera Caprifolium und Verw. bilden alljährlich eine Faser- und eine Weichbastzone; Clematis Vitalba gewöhnlich deren zwei[5]); Vitis vinifera bildet am Schlusse der ersten Vegetationsperiode meist 2 mit Weichbast abwechselnde Faserzonen, in späteren Jahren meist je 3 bis 5.[6]). —

Capitel XV.

Secundäre Veränderungen ausserhalb der Zuwachszone.

§ 168. Der vom Cambium aus wachsende Holz- und Bastkörper der normalen Dicotyledonen und Gymnospermen wird einerseits umgeben von dem Marke und den an dieses grenzenden, bereits vorhandenen Holzzonen, andrerseits von Aussenrinde und bereits vorhandenem Baste. Es ist a priori klar, dass diese Umgebungen in Folge des cambiogenen Zuwachses Veränderungen erfahren können und zum Theil erfahren müssen.

Für eine Veränderung des Markes durch die beschriebenen Zuwachsprocesse oder in Folge derselben liegt in dem beschriebenen Gange dieser selbst keine Nothwendigkeit. Thatsächlich ist jedoch, zumal von Duhamel[7]) behauptet worden, dass bei Bäumen und Sträuchern der Markcylinder mit fortschreitendem Dickenzuwachse des Holzkörpers an Dicke abnehme und zuletzt ganz verschwinden könne. Für die Mehrzahl der Fälle ist diese Ansicht als auf unvollkommener Beobachtung beruhend aufgegeben und eine anatomische Veränderung des Markes während der Zuwachserscheinungen in der That nur in sofern

1) l. c. p. 444.
2) l. c. p. 547.
3) l. c. p. 560.
4) Bot. Ztg. 1855, p. 880.
5) Hanstein, Baumrinde, p. 72, 77.
6) Hanstein, l. c. p. 61. — v. Mohl, l. c. p. 879.
7) Physique des arbres I, p. 37; ausführliche Discussion bei De Candolle, Organographie, I, p. 168.

nachweisbar, als es früher oder später, schneller oder langsamer abstirbt und vertrocknet. Immerhin ist die Möglichkeit einer direct durch den Dickenzuwachs verursachten Veränderung des Markes von vorn herein nicht ausgeschlossen. Denn wenn Holz und Bast an Dicke und Umfang zunehmen und die Aussenrinde dieser Vergrösserung des Umfangs nicht in entsprechendem Verhältniss nachgibt, so wird auf das Mark ein steigender Druck ausgeübt und dieser kann anatomische Veränderungen desselben zur Folge haben. In welchen Fällen und in welcher Form solche eventuell erfolgen können, darüber fehlen Untersuchungen und meist alle sichern Anhaltspunkte, und die Möglichkeiten sollen hier nicht discutirt werden. Dass solche Fälle aber vorkommen, zeigt die mit dem Dickenwachsthum eintretende Formveränderung des Markes der Internodien von Aristolochia Sipho. Das junge, bis jährige Internodium hat annähernd kreisrunden Querschnitt. Um ein ebenso gestaltetes oder im Querschnitt ›reit elliptisches, gleich den Markstrahlen aus dauernd zart- und weichwanligen Zellen bestehendes Mark steht ein Kreis von 11—13 Blattspurbündeln [1]) ›hne Zwischenstränge. Die ihn umgebende Aussenrinde enthält einen starken Sklerenchymring (p. 435) und ist von der sehr festen, zunächst dauernden Epidermis bedeckt. Bei dem im nächsten Jahre ausgiebig anhebenden cambi›genen Dickenwachsthum sind die Gefässbündel ungleich betheiligt. Die in :wei diametral entgegengesetzten Abschnitten des Kreises gelegenen Median›tränge der beiden nächsthöhern Blätter und ihre nächsten Nachbarn wachsen chwächer in die Dicke als die in den zwei anderen Abschnitten gelegenen; in lrei die Mitte jedes der letzteren einnehmenden ist die Zunahme am stärksten, ie betrifft vorzugsweise den Holztheil. Während dieses ungleichen Dickenvachsthums tritt in der Gestalt des Gesammtquerschnitts des Internodiums unächst keine merkliche (später nur unbedeutende) Veränderung ein. Dafür verden die stärker wachsenden Holzstränge mit ihren Innenrändern gegen das lark gedrängt, die Zellen dieses in Richtung der entsprechenden Querschnittsadien zusammengedrückt, und die Gesammtform des Markes derart verändert, ass sein in der Richtung des bevorzugten Dickenwachsthums liegender Querurchmesser stetig kleiner wird, während der hierzu senkrechte unverändert leibt. In dem 5—6jährigen Internodium ist das Mark im Querschnitt nur mehr in schmaler Streifen, dessen kürzerer Durchmesser kaum $^1/_{10}$ des (ursprüngchen) längern beträgt. Die Ursache dieser Erscheinungen liegt augenscheinch darin, dass die Rinde eine für das Volumen des zuwachsenden Holzkörpers u geringe Erweiterung erfährt, diesen durch ihren Widerstand gegen das Mark rängt und dasselbe zusammendrückt. Verwandte Aristolochien verhalten sich urchaus ähnlich.

Wenn auch mit den anatomischen Vorgängen beim Dickenzuwachs nicht :rade in directem causalem Zusammenhang stehend, mag hier noch angeführt erden die Desorganisation des Markes bei den strauchigen, Traganthgummi efernden Astragalus-Arten.[2]) Sie besteht in der Umwandlung der Cellulose›embranen in einen hochquellbaren Schleim, erstreckt sich von dem Marke ıs auch in die Markstrahlen und betrifft hauptsächlich die Zellen der Mitte

1) Vgl. Nägeli, Beitr. p. 82, Taf. VIII.
2) v. Mohl, Bot. Ztg. 1857, p. 33.

letzterer und des Markes, während die an die Holzstränge grenzenden nicht oder weniger verändert werden. Schon in der lebenden Pflanze ist der Schleim in hochgradig gequollenem Zustande vorhanden und wird durch den Druck der resistenten Umgebung in hoher Spannung erhalten.[1]) Bei Verletzung der Umgebung quillt er vor, und an der sich selbst überlassenen Pflanze kann er die Umgebung spontan sprengen und in Form der Stränge, welche zum Traganth des Handels eintrocknen, aus den Rissen treten. Bei manchen Arten, z. B. A. rhodosemius, beginnt die Schleimdesorganisation früh, schon dicht unter der Stammspitze[2]); bei anderen scheint sie erst später einzutreten.

Für das allmähliche Absterben des Marks alter Holzstämme, das Schwinden des Zellinhalts, speciell der Amylumaufspeicherung gilt das Gleiche wie für die Kernholzbildung. Vgl. p. 449 und 526.

In dem Holzkörper sind, abgesehen von den für Aristolochia und Astragalus selbstverständlichen Dislocationen keine durch den Dickenzuwachs direct veranlassten anatomischen Veränderungen bekannt. Ueber die indirect damit zusammenhängende Beeinflussung der Herbstholzbildung durch den Rindendruck vgl. die Bemerkung und Citate p. 516; über die zu diesen Erscheinungen in mindestens sehr zweifelhafter Beziehung stehenden Rückbildungsprocesse im alternden Holze § 154. Die markständigen primären Gefässbündel der hierher gehörigen Formen: Piperaceen, Begonien, Aralien und Umbelliferen, Mamillarien, Melastomaceen (vgl. § 62) erfahren, soviel bekannt, keine secundären anatomischen Veränderungen.

§ 169. Alle nach aussen von der thätigen Cambiumzone gelegenen Theile, also die ganze primäre und jedesmalige secundäre Rinde erleiden nothwendig mit dem fortschreitenden Dickenzuwachs fortschreitende Veränderungen. Dieselben bestehen in

a. Wachsthum vorhandener Gewebeelemente, Neubildung gleichnamiger aus denselben und nachträglicher Metamorphose (p. 5): § 170, 171.

b. Verdrängung, Verschiebung, Zerstörung vorhandener Gewebe: § 172, 173.

c. Neubildung ungleichnamiger Gewebeformen aus vorhandenem Periderma: § 174—179.

Der unter a bezeichnete Process betrifft nur die Zellengewebe: Epidermis und Parenchym.

§ 170. Die Epidermis wird in der Mehrzahl der Fälle ausgiebigen Dickenwachsthums unter Kork- oder Borkebildung frühzeitig zerstört, wie unten weiter ausgeführt werden wird. Es fehlt jedoch nicht an Stämmen mit schwachem sowohl wie mit sehr ausgiebigem Dickenwachsthum, wo sie diesem durch eigenes Wachsthum während längerer Dauer folgt. So bei vielen krautigen Pflanzen und den Gehölzen mit glatter grüner Rindenoberfläche, so lange letztere vorhanden ist. Die genannte Beschaffenheit der Oberfläche hat eben ihren Grund in der Persistenz der Epidermis, deren safterfüllte Zellen die Farbe des subepidermalen Chlorophylls durchscheinen lassen. Von Stämmen und Aesten mit ausgiebigem Holzzuwachs, welche die Epidermis mindestens einige

1) Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, p. 153.
2) Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1874, p. 69.

Jahre behalten, sind als Beispiele zu nennen: Viscum album [1]), Ilex-Arten, die immergrünen Jasminen, Menispermum canadense, Aristolochia Sipho und Verw., Sophora japonica, Negundo u. v. a. Bei Acer striatum ist selbst an fussdicken, 40- und mehr Jahre alten Stämmen die lebende und dem Wachsthum folgende Epidermis noch grösstentheils erhalten.

Die langlebigen Epidermen der bezeichneten Holzgewächse sind von Anfang an mit dicken, stark cuticularisirten, zum Theil reichlich wachshaltigen und Wachs abscheidenden Aussenwänden versehen (vgl. p. 81, 87.) Ihr ursprünglicher Bau erleidet während des Wachsthums relativ unbedeutende Veränderungen. Diese bestehen in steigender Verdickung der cuticularisirten Aussenwände, deren von der Cuticula bedeckte Oberfläche meist glatt bleibt, bei Acer striatum, auch bei Negundo und Sophora japonica, in dem Maasse als die Verdickung fortschreitet, Risse erhält, welche in die äusseren, dem Wachsthum nicht folgenden Cuticularschichten von aussen her eindringen und diese successive in abbröckelnde Fragmente zersplittern. Bei Acer striatum fallen die Risse auf die unten zu besprechenden Dilatationsstreifen der Aussenrinde; und auf den durch das Einreissen frisch blosgelegten Flächen findet jedesmal neue Ausscheidung von Wachsstäbchen statt, von welchen die weisse Streifung der Rindenoberfläche herrührt [2]). Zu diesen Veränderungen kommt hinzu, dass die wachsenden Epidermiszellen, in dem Maasse als sie in Richtung des Umfangs grösser, also breiter werden, sich successive theilen durch Wände, welche zu ihrem Breitendurchmesser und zur Oberfläche senkrecht stehen und der Innenfläche der ursprünglichen Wand aufgesetzt sind. Diese successive Vermehrung der Epidermiszellen findet in dem Verhältniss statt, dass die durchschnittliche Breite und Gesammtform der einzelnen Zellen annähernd gleich bleibt oder nur unbedeutende Veränderungen erfährt. Die Epidermiszellen des 200^{mm} dicken Stammes von Acer striatum z. B. sind kaum doppelt so breit als die des einjährigen Triebes von 5^{mm} Durchmesser.

§ 171. Parenchym bildet die Hauptmasse der primären Aussenrinde, die Markstrahlen verschiedenen Grades in der Bastschicht, und die Parenchymgruppen in den Strängen der letzteren. Bis zu dem eventuell eintretenden, in manchen Fällen ganz ausbleibenden Abwurf einer Rindenzone durch Borkenbildung, von welchem unten die Rede sein wird, folgt es in allen diesen Theilen dem cambiogenen Zuwachs, indem es mitwächst; der Parenchymmantel der Aussenrinde nimmt successive an Weite, die Markstrahlen des Bastes und die parenchymatischen Elemente der Stränge in centrifugaler Richtung an Breite zu (Fig. 214, p. 543). An dieser, kurz zu sagen Dilatation des Parenchyms sind in dem Baste die einzelnen Abschnitte desselben nicht immer in demselben Maasse betheiligt. Fasst man extrem verschiedene Fälle ins Auge, so erfolgt in dem einen die Dilatation des gesammten Bastparenchyms in annähernd gleichem Verhältniss in dem Maasse als jede Ringzone nach aussen rückt. In allen Radialstreifen, also am deutlichsten den Markstrahlen aller Grade, nehmen in centrifugaler Richtung die Parenchymzellen gleichmässig und ganz allmählich an Breite zu. Die dazwischen liegenden ungleichnamigen Gewebe, welche nicht

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1859, p. 593.
2) Details vgl. Bot. Ztg. 1871, p. 605ff.

mitwachsen, speciell Siebröhren und Bastfasern, rücken hierdurch gleichmässig aus einander, je weiter vom Cambium entfernt, um so mehr. So z. B. bei Salix fragilis und Verw., Punica, Rhamnus Frangula [1]), Spiraea ulmifolia, Pirus communis, Aesculus. In dem andern extremen Falle ist die Dilatation ungleich in den einzelnen Radialstreifen des Querschnitts; null oder unbedeutend in den Strängen, vorwiegend thätig in den sämmtlichen Parenchymstrahlen oder einem Theil derselben. Zwischen den Seitengrenzen dieser dilatirten Strahlen bleibt die Anordnung und seitliche Entfernung sämmtlicher Gewebeelemente annähernd gleich. Dieses Verhalten findet sich erstlich bei einer Reihe von Stämmen, welche nach dem p. 469 beschriebenen Typus aufgebaut und deren grosse Markstrahlen breit, vielreihig sind: Menispermum-, Aristolochia-, Piperaceen-Stämme; die Dilatation wird hier wenigstens zum grössten Theil durch die grossen Markstrahlen zu Stande gebracht und zwar sind diese sämmtlich und in ihrer ganzen Höhe annähernd gleichmässig an ihr betheiligt; die Bastränge bleiben daher in Form und Anordnung den Siebtheilen der ursprünglichen Gefässbündel ähnlich, aus deren Weiterbildung sie hervorgegangen sind. Ganz unbetheiligt bei der Dilatation sind sie übrigens nicht, vielmehr findet eine geringe Verbreiterung ihrer parenchymatischen Elemente und hierdurch des ganzen Stranges auch hier statt. Sodann gehören hierher Tilia und andere mit ähnlich gruppirtem Baste versehene Gehölze. In jungen Trieben von Tilia ist der Holz- und Bastring von zahlreichen, bis zum Marke reichenden grossen Parenchymstrahlen durchsetzt, die meisten derselben sind einreihig, manche. z. B. bei vorliegenden Zweigquerschnitten von T. parvifolia wechselnd je der 7te, 9te, 4te u. s. w. zwei- bis dreireihig; und zwar letzteres wenigstens in der Cambiumgrenze, manchmal bis zum Marke, manchmal bevor dieses erreicht wird, einreihig werdend. Die Dilatation beginnt in den 2—3reihigen Strahlen; was von Strängen und Strahlen zwischen diesen liegt, nimmt an derselben zunächst keinen Antheil. Mit fortschreitender Dickenzunahme betheiligen sich dann immer mehr der ursprünglichen einreihigen Strahlen an der Dilatation. Später kommen successive kleine secundäre Strahlen hinzu. Sobald ein Strahl an der Dilatation Theil nimmt, ist er in der Regel an der Cambiumgrenze zwei- bis mehrreihig. Folge dieser Erscheinungen ist die anfängliche Sonderung der Bastschicht in jene vielbeschriebenen [2]), im Querschnitt cambiumwärts verbreitert-keilförmigen Gruppen von Strängen und mit ihnen abwechselnden, in umgekehrtem Sinne verbreiterten Strahlen, und die alsdann successive eintretende Spaltung der ersten Stranggruppen in zahlreichere schmälere, durch Strahlen getrennte. Die Zahl der Gruppen in einem Querschnitt steigt z. B. bei gerade vorliegenden Zweigen von T. argentea von 45 an einem 6^{mm} dicken Internodium auf 138 an einem 28^{mm} dicken. Zur Vervollständigung dieser zunächst nach dem Querschnitt gegebenen Darstellung ist hinzuzufügen, dass die Markstrahlen beträchtlich hoch — die grösseren über 100 Zellen — und ihre Enden rings um den Stamm in den verschiedensten Querschnitten gelegen sind; und dass die Dilatation in jedem Strahl ohngefähr in der Mitte seiner Höhe beginnt und von hier nach oben und unten fortschreitet.

1) Vgl. Berg, Atlas Taf. 39, 40.
2) Vgl. z. B. Schacht, Der Baum, p. 198. Lehrb. II, 50. — Hanstein, Baumrinde, Taf. I.

Ganz ähnliche Erscheinungen wie im Lindenbaste kehren bei vielen anderen Pflanzen, in Gliedern verschiedenen Werthes wieder. So in Stamm und Aesten von Hibiscus syriacus, Pterocarya, Galipea officinalis, in den parenchymreichen Wurzeln von Umbelliferen (Archangelica, Levisticum etc.), Glycyrrhiza u. a. m.[1]).

Intermediäre Fälle zwischen den einerseits durch Salix fragilis, Spiraea ulmifolia, Punica, andrerseits durch Tilia, Menispermum repräsentirten extremen, bei welchen jeder Querschnitt stärker und schwächer dilatirte Radialstreifen des Bastes in mancherlei Abstufungen zeigt, sind nach dem Mitgetheilten von vornherein zu erwarten. Beispiele liefern die in Fig. 214, p. 543 dargestellte Sparmannia africana mit zahlreichen stark dilatirten Strahlen und schwächer dilatirten in den durch sie begrenzten Abschnitten; ferner in mannichfacher Abstufung die China-Rinden, Croton Eluteria, Simaruba officinalis, Cinnamomum zeylanicum etc.[2]).

In dem Bau der dilatirten Parenchymmassen tritt zunächst die nach Gesagtem selbstverständliche Zunahme des tangentialen Durchmessers, der Breite, sämmtlicher an der Dilatation betheiligten Zellen hervor. In dem Maasse jedoch als die Breite zunimmt, erfolgen successive radiale Zweitheilungen, durch welche die ursprüngliche Zellenbreite annähernd wieder hergestellt, die Zahl der Zellen jeder Tangentialreihe entsprechend vermehrt wird. Auch in der Endodermis der p. 129 und 132 genannten Stämme und der Wurzeln finden diese Erscheinungen statt, so lange sie nicht durch Abwurf von dem Wachsthum ausgeschlossen wird. Eine Zunahme der durchschnittlichen Breite der einzelnen Zelle findet, nach Schätzung, allerdings statt. Sie scheint rasch auf eine annähernd constante Grösse zu steigen und diese dann durch successive Theilungen zu erhalten, so dass also die Zellen der gleichen Schicht im fussdicken Stamm nicht breiter, wohl aber entsprechend zahlreicher sind als im fingerdicken. Das endliche constante Durchschnittsmaass übertrifft das ursprünglich, beim Beginn des secundären Dickenwachsthums vorhandene relativ wenig, es beträgt nach Schätzung wohl kaum mehr als das 2—3fache dieses. Genaue Messungen sind noch vorzunehmen. Theilungen in anderer als radialer Richtung, also Vermehrung der concentrischen Lagen des Parenchyms treten, wenigstens bei der vorzugsweise untersuchten Rinde der Gehölze und abgesehen von der Peridermbildung nur in besonderen, nachher zu erörternden Fällen (§ 172) ein; ob vielleicht auch in manchen fleischigen Wurzeln, ist noch zu untersuchen.

Der Bau der Zellwände und des Inhalts, der periodische Wechsel des Amylumgehalts des letztern u. s. w. bleibt in der Hauptmasse des Parenchyms während der Dilatationsveränderungen im Wesentlichen der gleiche, für bestimmte Fälle zeitlebens, für andere eine Zeit lang. Früher oder später können aber Veränderungen eintreten und zwar a) Dilatationsveränderungen der collenchymatischen Hypodermschichten (p. 420), b) nachträgliche Sklerosen.

Die collenchymatischen Hypodermschichten von Stamm- und Zweigrinden der Holzgewächse folgen der Dilatation immer eine Zeit lang

1) Vgl. Berg, Atlas, Taf. 37, 6, 8, 9.
2) Berg, l. c. Tab. 29—38.

ringsum gleichförmig unter Erhaltung ihres anfänglichen charakteristischen Baues; vielfach setzt sich dieses Verhalten, so lange sie nicht durch Borkenbildung abgeworfen werden, gleichförmig fort; ob ihre Wände dabei manchmal mit fortschreitender Dehnung an Dicke etwas abnehmen, ist näher zu untersuchen. In einigen, durch weitere Beobachtungen wohl zu vermehrenden Fällen, nämlich bei Tilia, Acer striatum, Aesculus findet ein anderes Verhalten statt. An einzelnen Stellen sieht man die Collenchymzellen erheblich stärker in die Breite wachsen als in den dazwischen liegenden, und ihre ganzen Wände, sowohl die ursprünglich vorhandenen als die neu zuwachsenden Stücke, an Dicke beträchtlich abnehmen. Dieselben erhalten dauernd das Ansehen dünner Cellulosewände und sind hierdurch von den benachbarten dicken, glänzenden collenchymatischen scharf verschieden. Hiermit ist wenigstens bei Acer striatum eine für das blosse Auge anscheinende Verminderung des Clorophyllgehalts verbunden. Der Prozess beginnt an wenigen kleinen Stellen eines Querschnitts, dehnt sich von diesen in die Breite aus und ergreift neue, zwischen den ersten liegende. Das dickwandige Collenchym wird auf diese Weise in immer kleinere, inselartig zwischen dem veränderten liegende Stücke zertheilt und verschwindet zuletzt, indem diese von dem Umwandlungsprocess auch ergriffen werden. Bis letzterer eintritt, erscheint die Aussenrinde von den veränderten Streifen durchsetzt, welche ich früher schon Dilatationsstreifen genannt habe [1]). Ihr Auftreten zeigt eine ungleiche Betheiligung abwechselnder Streifen der Rinde bei der Dilatation an, welche in noch näher zu studirenden ungleichen mechanischen Verhältnissen ihren Grund finden wird. Bei Tilia entsprechen die ersten Dilatationsstreifen der Aussenrinde genau den bevorzugt dilatirten Markstrahlen; bei Acer striatum fallen sie öfters über die von Parenchym erfüllten Zwischenräume zwischen den äussersten Bastfaserbündeln, haben diese Stellung jedoch nicht genau und beständig.

In den peripherischen, dem ursprünglichen Collenchym entsprechenden Lagen bleibt die Verbindung der Zellen — abgesehen von den localen Unterbrechungen durch die später zu beschreibenden Lenticellen eine dichte, annähernd lückenlose. In dem innern lacunösen Theil der Aussenrinde wachsen die ursprünglich vorhandenen Lücken in Richtung der Dilatation. Fernere, oft weitgehende Continuitätstrennungen können sich, in Folge von Dehnung, Zerrung und Druck, welche die Gewebe beim Dickenwachsthum erleiden, sowohl in der bezeichneten Region bilden, als auch, wenngleich seltener, in den tiefer gelegenen Bastschichten. In dem Maasse als die Aussenrinde ursprünglich lacunös wär, wird sie daher nach vorgeschrittener Dilatation von mehr und mehr breiten spaltförmigen Lücken durchsetzt und oft in unregelmässige concentrische Lamellen zerklüftet, z. B. Prunus-, Pirus-Arten, Aesculus u. a. m. Aehnliche lamellöse Zerklüftung zeigt die Bastzone z. B. bei Berberis, Mahonia. In dem Baste treten hierzu in manchen Fällen, zumal bei den Prunus-Arten, radiale, nach Aussen an Weite zunehmende Spalten längs der Seitengrenzen der Markstrahlen, weil die Zellen dieser, unter einander meist im Verbande bleibend, in viel geringerem Verhältniss als die übrige Rinde in die Breite wachsen und daher eine Trennung in den seitlichen Grenzflächen zwischen Strahlen und Strängen eintritt.

1) Bot. Ztg. 1871, p. 605.

Nachträgliche Sklerose ist die Erscheinung genannt, dass einzelne Zellen des Parenchyms oder bestimmte Gruppen solcher nach geschehener Gewebedifferenzirung in sklerenchymatische Beschaffenheit übergehen, ihre verholzenden Wände auf Kosten des Innenraumes gewaltig verdickend, theils unter ohngefährer Beibehaltung ihrer ursprünglichen Form (kurzes Sklerenchym, Steinsklerenchym), theils unter erheblichen Gestalts- und Grössenveränderungen (vielarmiges Steinsklerenchym).

Diese Erscheinungen kommen vorzugsweisse an lang dauernden Rindenabschnitten von Gehölzen vor, bei den einen in höchst ausgiebigem Maasse, bei andern weniger oder gar nicht. Der thatsächliche Bau und die Festigkeit älterer Rinden werden durch sie im hohem Grade beeinflusst. So auffallend und so vielfach beschrieben diese Bildungen übrigens auch sind, so ist doch ihre Entstehungsgeschichte genauerer Untersuchung noch sehr bedürftig.

Der specielle Ort dieser Steinbildungen ist erstlich, und auch der Zeit nach gewöhnlich zuerst die Grenzzone zwischen Aussenrinde und Bastschicht. Bei zahlreichen Gehölzen, welche in dieser Zone Sklerenchymfasern — die den primären Gefässbündeln entsprechenden Bastfasern — bilden, wird eine diese zum geschlossenen Ringe verbindende ein- bis mehrschichtige Parenchymzone zu Steinsklerenchym. Es entsteht hierdurch ein aus Faserbündeln oder zerstreuten Fasern und kurzem Sklerenchym gemischter, die bezeichnete Grenzzone durchziehender Ring, welcher entweder frühzeitig vollständig geschlossen ist (z. B. Cinnamomum zeylanicum, Fagus) oder stellenweise durch zartwandiges Parenchym längere Zeit, selbst Jahre lang unterbrochen bleibt (z. B. Betula alba). Beispiele für dieses Auftreten des gemischten Sklerenchymrings sind, ausser den genannten, Quercus pedunculata, Suber, Carpinus, Corylus, Fraxinus excelsior, Juglans regia, Gymnocladus canadensis, Koelreuteria, Negundo, Laurus nobilis, Cinnamomum-Arten u. v. a. Bei Fraxinus excelsior kann später in dem secundären Baste ein in seiner Zusammensetzung dem ersten ähnlicher gemischter Sklerenchymring zu Stande kommen.

Bei Fagus silvatica, Quercus Suber u. a. hat der erste Sklerenchymring frühzeitig gegen die grösseren Markstrahlen gerichtete Vorsprünge. Am einjährigen Triebe des erstgenannten Baumes zeigt er vor jedem grossen Markstrahl eine Einbuchtung des hier befindlichen, die Faserbündel verbindenden, aus Steinelementen bestehenden Abschnitts, welche leistenartig bis gegen die Cambiumgrenze nach innen vorspringt. Mit fortschreitendem Dickenzuwachse bleiben diese einspringenden Sklerenchymleisten nicht nur erhalten, sondern nehmen in radialer Richtung derart zu, dass sie vor jedem Markstrahl über die zwischen Holz- und Baststrängen verlaufende Cambiumgrenze hinaus ins Holz eindringen. Die Cambiumgrenze ist daher an den bezeichneten Markstrahlen tief und scharf eingebuchtet. Die in der Einbuchtung vom Cambium abgeschiedenen Rindenmarkstrahlelemente werden sofort sklerenchymatisch, es ist daher eine Sklerenchymleiste in die Bucht eingepasst. An den später successive entwickelten Markstrahlen tritt das gleiche Verhalten ein, nur mit dem Unterschiede, dass ihre Sklerenchymleisten nicht bis zum äussern Ringe sich fortsetzen. Sprengt man die Rinde älterer Stämme in der Cambiumgrenze vom Holze ab, so ragen auf ihrer Innenfläche die harten Markstrahlleistchen wie kleine Kämme vor.

Ohne ursprünglichen Zusammenhang mit dem gemischten (Sklerenchym-

ring kommen solche in die Markstrahlen einspringende Sklerenchymleisten bei Platanus und Casuarina vor. Sie stellen den zweiten Fall örtlich bestimmter Steinsklerenchymbildung dar.

Drittens endlich nehmen an der Sklerose Theil Zellen, welche in allen Theilen der Aussenrinde und des secundären Bastes zerstreut sein können. Sie finden sich theils vereinzelt im weich bleibenden Gewebe, z. B. im äussern Theil des 6jährigen Bastes von Punica Granatum; zerstreute riesige Sklerenchymelemente (p. 152) in dem Bast der Wurzel desselben Baumes; »Steinzellen« in der äussern Rinde der Cinchonen, Simaruba u. a. m. Anderntheils bilden sie grössere, in das weiche Gewebe eingesetzte Gruppen, Nester, Ringabschnitte u. s. w., deren Zahl und Grösse in ältern Rindentheilen derart zunehmen kann, dass sie die Hauptmasse bilden und dass die alte Rinde von Hartig anschaulich Steinborke genannt wird. Casuarina, Platanus, Quercus-, Betula-, Fraxinus-, Acer-Arten, die Weisstanne, auch Aesculus Hippocastanum, vor allen Fagus silvatica sind als exquisite Beispiele hierfür zu nennen.

Die beschriebenen Sklerose-Erscheinungen treten an den Holzgewächsen theilweise in unmittelbarem Anschluss an die erste Gewebedifferenzirung, mit dem ersten Beginn secundären Dickenwachsthums ein, es würden diese Fälle, zumal die Bildung der Sklerenchymringe an der Grenze der Aussenrinde, nicht bei den nachträglichen Bildungen betrachtet werden können, wenn sie für sich allein ständen. An dieselben schliessen sich aber andere so unmittelbar an, dass sie in der Betrachtung kaum getrennt werden dürfen, und diese betreffen Gewebelemente, welche oft Jahre lang einem bestimmten differenzirten Gewebe, nämlich dem Parenchym, angehört haben und dann erst von der Sklerose ergriffen werden. Der erste Sklerenchymring der Buche wird in der ersten Vegetationsperiode allerdings angelegt, er nimmt aber, in dem Maasse als er beim Dickenwachsthum nach aussen rückt, jedes Jahr an Masse zu, indem sowohl solche Parenchymzellen, welche ihm aussen angrenzen, als auch andere, welche zwischen seine Elemente, in nachher zu erörternder Weise, eingeschoben werden, successive der Sklerose verfallen. Die von ihm entspringenden Markstrahlleisten werden durch den gleichen Process immer breiter, je weiter sie nach aussen rücken. Aehnlich verhält sich nach Mohl und Sanio[1]) der gemischte Sklerenchymring von Quercus Suber. In dem secundären Baste der Buche, der Weisstanne u. a. Bäume fehlen die sklerotischen Elemente mindestens 1—2 Jahre lang. In dem Maasse als eine Zone nach aussen rückt, treten sie dann in wachsender Zahl auf. Die Aussenrinde der Buche, der Rosskastanie, der Weisstanne ist im ersten und oft wohl mehrere Jahre hindurch von Sklerenchym frei, in späteren Jahren reichlich von demselben durchsetzt. Aehnliche Verhältnisse gelten für Aussenrinde und Bastschicht von Drimys Winteri und vielen anderen.

Soviel nach den vorliegenden Daten ausgesagt werden kann, gehören die Elemente, welche von der nachträglichen Sklerose betroffen werden, wie oben angegeben ist, immer dem Parenchym an; sie haben eventuell Jahre lang als Parenchymzellen functionirt. Ihre Form und Grösse scheint in vielen Fällen (z. B.

---

1) v. Mohl, Verm. Schr. p. 220. — Sanio, Pringsh. Jahrb. II, 78.

Rinde von Fagus) mit der eintretenden Sklerose nicht wesentlich verändert zu werden; in anderen tritt gleichzeitig mit dem Beginn dieses Processes erhebliches Wachsthum und Gestaltveränderung ein. Am auffallendsten bei den vielarmig verzweigten und mit ihren Armen fest verschränkten, gleichsam verfilzten Sklerenchymelementen von Abies pectinata, welche, soweit bekannt, aus ursprünglich polyedrischen oder prismatischen Parenchymzellen sowohl der Aussenrinde als des secundären Bastes hervorgehen.

§ 172. Die Siebröhren, Milchröhren, sklerenchymatischen Elemente, Krystall- und sonstige Sekretschläuche sind von ihrer Differenzirung an weiteren Wachsthums unfähig. Sie verhalten sich bei der Dilatation passiv und werden durch diese aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben. Auch die längsverlaufenden Sekretkanäle nehmen an der Verschiebung Theil, gewöhnlich unter Erweiterung durch die Dilatation ihrer nächsten Umgebung. Soweit der Dilatationsprocess allein wirkt, besteht die Verschiebung in einem fortschreitenden seitlichen Auseinanderrücken genannter Elemente, resp. der Stränge, zu welchen sie vereinigt sind, und der Canäle. Wird, wie häufig der Fall, durch die Elasticität der jeweils oberflächlichen Rindenschichten, z. B. Epidermis, Aussenrinde, Periderm, der Dilatation Widerstand geleistet, so treten zu jenen einfachen Dilatationsverschiebungen andere hinzu, deren nach den Einzelfällen mannichfaltige Specialformen nicht näher beschrieben zu werden brauchen.

Die resistenten, sklerenchymatischen Elemente, auch die Krystallschläuche erleiden hierbei keine wesentliche Veränderung ihres Baues. Die mit weichen Wänden versehenen, speciell die Siebröhren, auch manche lange Secretschläuche erfahren gleichzeitig mit der Verschiebung Veränderungen, welche im Allgemeinen in Schwinden des Inhalts und Zusammensinken der Wände bestehen und in Kürze als Obliteration bezeichnet werden können. Da diese unter dem Zusammenwirken des in tangentialer und radialer Richtung erfolgenden, von der Dilatation und dem Widerstand der Oberfläche herrührenden Drucks geschieht, so liegt es nahe, in diesem die Ursache der Obliteration zu finden. Es fragt sich jedoch, ob nicht eine vom Druck unabhängige Veränderung der obliterirenden Organe, speciell ihres Inhalts die primäre und der Druck nur eine mitwirkende Ursache der Erscheinung ist.

Die obliterirten Siebröhren erscheinen bis zum Schwinden ihres Lumens von den Seiten her zusammengedrückt. Ihr Bau, auch der der siebtragenden Gliedenden, wird undeutlich, bis zur völligen Unkenntlichkeit; ihre Wände erscheinen wie leicht aufgequollen, doch liegen keine Messungen vor, welche eine Quellung wirklich erweisen. Wo die Röhren einzeln stehen, sind sie nach dem Zusammensinken leicht zu übersehen, sie scheinen auf den ersten Blick ganz verschwunden. Wo sie zu grösseren Gruppen zusammengestellt sind, erscheint die Gesammtheit ihrer Membranen auf Durchschnitten, zumal Querschnitten, wie eine homogene, gelatinöse (trocken knorpel- oder hornartige) Masse, in welcher die comprimirten Lumina als enge krumme Spalten oder Striche, die ursprünglichen Seitengrenzen als undeutliche Linien sichtbar sind. Aehnliches wurde schon p. 338 für die Erstlingssiebröhren der Gefässbündel beschrieben und in Fig. 158, p. 349 dargestellt. — Da sich die beschriebene Erscheinung oft anscheinend gleichförmig über den ganzen Querschnitt einer grösseren Siebröhrengruppe erstreckt, so ist zu untersuchen, inwieweit auch

die ursprünglich die Röhren begleitenden (Cambiform-) Zellen an der Obliteration betheiligt sind.

Obliterirte Siebröhrengruppen sind von Wigand[1]) als »Hornbast« beschrieben, ihr Ursprung und ihre Bedeutung von Rauwenhoff[2]) klar dargestellt werden.

Die Obliteration der Siebröhren beginnt in den ältesten äusseren Rindenzonen und schreitet mit der Dilatation in centripetaler Richtung fort. Sie scheint je nach dem Einzelfall mehr allmählich oder plötzlich einzutreten, worüber noch nähere Untersuchungen anzustellen sind.

Die Obliteration von Secretschläuchen wird von Vogl[3]) für die grossen Schläuche von Cinchonenrinden angegeben. Dieselben verlieren anscheinend ihren ursprünglichen Inhalt und collabiren und die hierdurch entstehende Lücke wird durch Wucherung der umgebenden, sich theilenden Parenchymzellen, selbst bis zum Schwinden der Schlauchwand, ausgefüllt.

Es ist schon gesagt worden, dass die bei der Dilatation passiven Elemente beim Auseinanderrücken, wenn sie zu Strängen vereinigt sind, in der urprünglichen festen Verbindung mit einander bleiben. Bilden sie dagegen, wie für das Sklerenchym thatsächlich oft der Fall ist, geschlossene Ringschichten, so werden diese gesprengt. Die Trennung des Zusammenhangs geht dabei durch die Grenzflächen der Elemente. Sowie dieselbe an der Aussenfläche eines Sklerenchymrings irgendwo beginnt, wölben und schieben sich angrenzende Parenchymzellen in die Lücke und füllen diese aus. Sie behalten alsdann entweder die Eigenschaften von Parenchymzellen, wachsen und theilen sich in dem Maasse, als die Lücke mit fortschreitendem Dickenwachsthum weiter wird, oder sie erfahren nach der Einschiebung alsbald Sklerenchymmetamorphose: der ursprüngliche Ring wird durch eingeschobene kurze Steinelemente, wie oben beschrieben, ergänzt.

Letzteres Verhalten findet sich bei den Stein- oder gemischten Sklerenchymringen, welche, wie z. B. bei der Buche, ohne Wachsthum der einmal vorhandenen sklerotischen Elemente immer geschlossen bleiben, während ihr Umfang dauernd zunimmt. Das erstere kann bei denselben Ringen eintreten und findet sich besonders bei Fasersklerenchymringen, wo diese nicht, wie meistens der Fall ist, frühzeitig durch innere Peridermbildung abgestossen werden, z. B. dem mächtigen Faserring von Aristolochia Sipho, starken Laubstengeln von Gypsophila altissima, in geringem Grade auch in alten starken Kürbisstengeln. Zumal bei genannter Aristolochia wird der Ring zuerst an den vor den bevorzugten Dilatationsstreifen stehenden, dann an immer zahlreicheren anderen Stellen gesprengt und in immer kleinere, schliesslich oft nur aus einzelnen losgetrennten Fasern bestehende Abschnitte zerklüftet, und der Raum zwischen diesen durch zartwandiges, der Dilatation folgendes Parenchym ausgefüllt. Auch hier kann übrigens durch nachträgliche Sklerose eine streckenweise Ergänzung des Rings mittelst kurzen Steinsklerenchyms eintreten.

§ 173. Zu den allgemein verbreiteten Erscheinungen der Verschiebung

---

1) Pringsheim's Jahrb. III, 118.

2) Nederlandsch Kriudk.-Archief, V, p. 23. Vgl. auch dess. Verf. in den Ann. sc. nat. 4. Sér. XV u. anderen Orten abgedrucken Aufsatz Sur les caractères et la formation du liège etc.

3) Die Chinarinden d. Wiener Grosshandels, p. 12.

und Obliteration treten in besonderen Fällen Desorganisationsprocesse hinzu und diese können sich über Gewebe jeder Art ausdehnen. In der Rinde der Amygdaleen, z. B. Prunus avium, werden Gewebegruppen wechselnd grosser Ausdehnung desorganisirt und in gummi- und bassorinerfüllte Lücken verwandelt, aus welchen der quellende Inhalt, das Kirschgummi, zuletzt durch die berstende Rindenoberfläche austritt. Nach Wigand's Angabe [1]) sind es in der Rinde vorwiegend die obliterirten Siebröhren, von welchen diese Desorganisation ausgeht, um sich dann auch über ungleichnamige Gewebe auszudehnen. Andrerseits sind allerdings auch letztere, insbesondere als anormal bezeichnete Gruppen dickwandiger Parenchymzellen Ausgangsorte der Gummidesorganisation. Ueber die sehr mannichfaltigen Einzelerscheinungen, welche zum grössten Theil in das Gebiet der Pathologie gehören dürften, vgl. Wigand's Beschreibung.

In der älteren Rinde mancher Coniferen treten, ausser den protogenen Harzbehältern (p. 456) und zum Theil als Ersatz dieser, wenn sie durch Borkebildung verloren gehen, die von Mohl [2]) Harzlücken genannten, balsamerfüllten Behälter auf, wohl immer lysigen, in Folge einer Desorganisation bestimmter Gewebegruppen. Unter den von Mohl untersuchten Abietineen unterbleibt ihre Bildung vollständig bei manchen Arten, nämlich Pinus silvestris, nigricans, Abies excelsa und pectinata; sie treten auf bei Larix europaea, Abies sibirica, Pinus Strobus, bei ersterem Baume schon im ersten, bei den beiden andern in den untersuchten Fällen erst vom 8.—10. Lebensjahre an. Ihr Sitz ist zunächst und bei Larix und Abies sibirica nur die parenchymatische Aussenrinde, bei P. Strobus auch der Bast. Mit den Jahren nehmen sie an Zahl und die vorhandenen an Grösse zu; der Querdurchmesser wird z. B. von Mohl bei Larix europaea für eine junge, einjährige auf wenig über $^1/_{10}{}^{mm}$, für eine 18jährige auf fast 1^{mm} angegeben. Die Form dieser Lücken ist bei den genannten Bäumen nach Mohl ursprünglich ohngefähr kugelig und geht später in eine linsenförmig quergezogene über. Ihre Entstehung und Vergrösserung durch Auflösung bestimmter Gewebegruppen ist zwar nicht ausführlicher beschrieben, aber kaum zweifelhaft, zumal nach Wigand's Angabe [3]), derzufolge sie im Baste von Pinus Strobus aus der Auflösung von Gewebegruppen hervorgehen, welche sowohl obliterirte Siebröhren als Parenchym als Steinsklerenchym enthalten.

Der von Wigand für Pinus Strobus angegebene Entstehungsmodus gilt unzweifelhaft für die harzerfüllten Lücken, welche in Form längsverlaufender, soviel ausgesagt werden kann, blind endigender Kanäle in dem älteren Baste von Cupressineen (Juniperus communis, Thuja, Biota, Cupressus spec., vgl. p. 458) auftreten. Ihre Bildung beginnt hier [4]) an nicht näher zu bezeichnenden Orten der noch turgescenten, auch noch nicht obliterirte Siebröhren führenden älteren Bastzonen mit dem Auftreten von Harz in einzelnen, sonst unveränderten Parenchymzellen, sowohl der Stränge als der Markstrahlen; durch Vermehrung der Harzmenge und successive Auflösung der vielleicht selber Material zur Harzbildung liefernden Membranen entsteht dann die harzerfüllte Lücke, und diese wird erweitert durch Ausdehnung des gleichen Processes auf

1) l. c. p. 130.
2) Bot. Ztg. 1859, 338.
3) l. c. 166.
4) Frank, Beitr. p. 122.

immer grösseren Umkreis und über alle umgebenden Gewebeelemente des Bastes, Siebröhren und Fasern nicht ausgenommen. An den den Gang begrenzenden Parenchymzellen tritt bei Juniperus beträchtliche Vergrösserung in radialer Richtung, papillöse Vorwölbung nach dem Gange zu, öfters auch einzelne Theilungen durch tangentiale Wände ein.

Periderma.[1])

§ 174. Zu den beschriebenen Veränderungen des wachsenden Rindenmantels treten eingreifendere hinzu mit der Neubildung des phellogenen, d. h. Kork erzeugenden Meristems und seiner Producte. Es dürfte zweckmässig sein, alle diese und ihr Meristem mit ihnen unter einem Gesammtnamen zusammenzufassen und den alten Mohl'schen Namen Periderma, mit Abänderung seiner ursprünglichen Bedeutung, zu wählen. Vgl. p. 121.

Die Peridermbildungen entstehen immer in einer bereits differenzirten Zellenschicht, ihrer Initialschicht, und zwar ist diese die einschichtige Epidermis oder eine in verschiedener Tiefe befindliche subepidermale, einfache Lage von Parenchymzellen, welche der Oberfläche des Theiles annähernd parallel läuft. Sie bestehen aus dem phellogenen Meristem, und den aus diesem hervorgegangenen Geweben: in allen Fällen einer ein- bis vielschichtigen Lage von Korkzellen, Korkgewebe, zu welchem meistens, aber nicht immer phellogenes oder Periderm-Parenchym, Sanio's Phelloderma, hinzukommt.

Wird eine Korkschicht im Innern einer Gewebemasse gebildet, so vertrocknet das ausserhalb derselben befindliche Gewebe, um schliesslich als Borke (Rhytidoma, Mohl) abgestossen zu werden. Borkenbildung ist die unmittelbare Folge innerer Peridermbildung, der Name wird in der Regel für die vertrockneten Gewebe und die angrenzenden Peridermschichten mit einander gebraucht. Mit der Bildung des Periderms steht im nächsten Zusammenhange die der Lenticellen, deren Betrachtung jedoch, wegen einiger Besonderheiten, zunächst ausgeschlossen und erst im § 179 gegeben werden soll.

Der allgemeine Gang der Peridermbildung ist grossentheils schon § 24 angegeben worden. Die initiale Zellschicht wird durch tangentiale Theilungen in eine mehrschichtige Zone verwandelt, deren Elemente theils Meristem bleiben, theils in Gewebe übergehen. So weit und so lange ersteres der Fall ist, haben sie die Fähigkeit, dem Dilatationswachsthum durch Grössenzunahme zu folgen, und ähnlich den Zellen des dilatirten Parenchyms treten in ihnen successive radiale Theilungen auf, durch welche die ursprüngliche durchschnittliche Breite annähernd immer wieder restituirt wird. Hiernach sind alle zum Periderm gehörigen Zellen in radiale Reihen geordnet, deren jede ursprünglich einer der initialen Zellen entspricht und sich successive verdoppeln kann, und bilden ausserdem concentrische (tangentiale) Schichten, s. Fig. 216.

1) v. Mohl, Unters. üb. d. Entw. des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dicotylen. Diss. 1836. — Verm. Schriften p. 212. — Hanstein, Unters. über d. Bau u. d. Entw. d. Baumrinde. Berlin 1853. — Sanio, Vergl. Unters. über d. Bau u. d. Entw. des Korkes. Pringsh. Jahr. II, 39.

In dem Gang der tangentialen Theilungen in einer Initialen und der aus ihr hervorgegangenen Radialreihe unterscheidet man zunächst zwei extreme Formen, welche nach Sanio die centripetale und centrifugale genannt werden; sodann den abwechselnd in centrifugaler und centripetaler Richtung fortschreitenden Gang, welcher allgemein der reciproke heissen möge.

Bei dem centripetalen wird die Initialzelle in zwei Tochterzellen getheilt, die äussere wird Gewebezelle, die innere bleibt meristematisch und setzt den gleichen Process derart fort, dass bei den ferneren successiven Zweitheilungen immer die innerste Zelle meristematisch, die äussere Gewebe wird.

In dem zweiten Falle ist der Gang der umgekehrte. Von den Producten der successiven Tangentialtheilungen bleibt immer die äusserste Zelle meristematisch, die inneren werden Gewebeelemente.

Bei dem reciproken Gange (Fig. 216—218) beginnt die Theilung in der einen der genannten Ordnungen, setzt dann in die andere um und kann hierauf

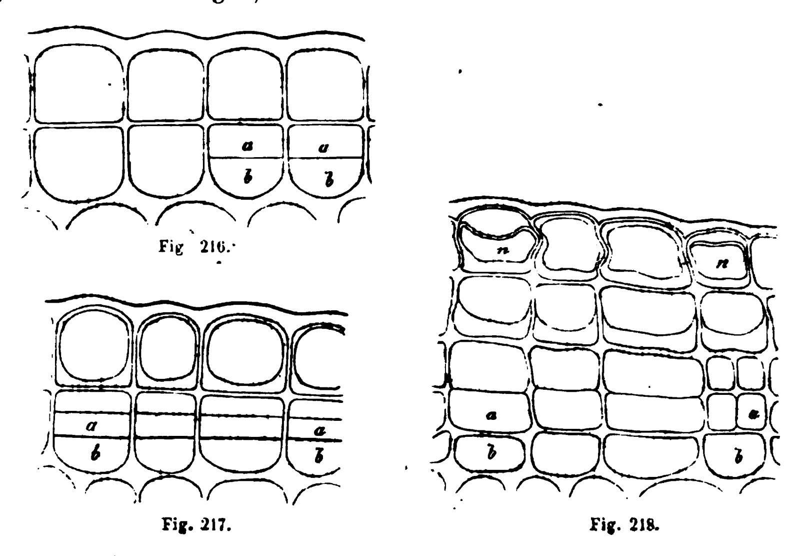


Fig. 216. Fig. 217. Fig. 218.

abermals in die erste umsetzen. Bei der ersten Entstehung der phellogenen Schichten fand Sanio folgende Fälle des reciproken Gangs:

1) Die zwei ersten Theilungen in centripetaler Folge, dann die innerste Zelle Gewebezelle, die zweitinnere Meristemzelle werdend; nach der dritten Theilung Fortsetzung in centripetaler Folge, vgl. Fig. 216, 217 (»centripetal-intermediäre Folge«);

Fig. 216—218. Querschnitte durch die Zweigoberfläche von Sorbus Aucuparia. Nach Sanio (650). Peridermanfang. Fig. 216. Vier schon einmal tangential getheilte Epidermiszellen, von den beiden rechts die untere abermals in *a* und *b* getheilt. *a* Meristemzelle, *b* Phelloderm. Fig. 217. Weiteres Entwicklungsstadium. *a—a* Meristem; *b—b* Phelloderm. Die den äusseren Epidermiszellhälften entsprechenden Korkzellen haben starke Wandverdickung erhalten. Fig. 218. Noch weiter entwickeltes Stadium. *a—a*, *b—b* wie in voriger Figur. Aussen von *a—a* drei Korkzellschichten, die zwei äusseren mit Wandverdickung; bei *n*, *n* die innere Wandschicht von der Grenzlamelle theilweise abgelöst. Rechts bei *a* beginnt die radiale Theilung einer Peridermreihe.

2) centrifugal beginnend, dann in centripetale Folge umsetzend. Erfolgt letzteres schon bei der dritten Theilung, derart, dass bei dieser die zweitinnere Zelle zur hinfort centripetal getheilten Meristemzelle wird, so nennt Sanio den Vorgang centrifugal-intermediär, findet der Umschlag erst nach späteren Theilungen statt, so nennt Sanio den Gang centrifugal-reciprok.

In späteren Wachsthumsstadien lange thätiger phellogener Meristeme erfolgt das Umsetzen der vorherrschend centripetalen Folge in die centrifugale und die alsbaldige Rückkehr zur centripetalen in den meisten Fällen von Zeit zu Zeit, ohne strenge Regelmässigkeit.

Welches auch der Gang der Theilungen ist, so bleibt fast immer nur eine Zelle jeder Radialreihe, also eine Zellenlage der gesammten Peridermschicht in der die Theilungen fortführenden meristematischen Beschaffenheit; alle anderen Zellen werden, nachdem sie durch Theilung im Meristem entstanden, direct zu Gewebeelementen. Nur bei Philadelphus coronarius [1]) ist hiervon eine Ausnahme sicher beobachtet, indem die Theilung im Allgemeinen centripetal fortschreitet, die innerste Zellenlage Meristem bleibt, in jedem ihrer nach aussen abgeschiedenen Theilungsproducte aber erst 1—2malige (in letzterem Fall centrifugal fortschreitende) Tangentialtheilung und dann erst die Ausbildung ihrer Producte zu Gewebe eintritt. Ein ähnlicher Vorgang scheint nach Sanio auch bei der Bildung der ersten Korklage von Melaleuca styphelioides stattzufinden.

Wie unten noch ausführlicher gezeigt werden wird, ist die Dauer und die Productivität eines einmal gebildeten Korkmeristems nach den Einzelfällen ungemein verschieden. Es kann Jahrzehnte und länger thätig bleiben und Gewebemassen erzeugen, und andrerseits nach wenigen Theilungen in seiner neubildenden Thätigkeit stille stehen, um mit den erzeugten Schichten selbst in dauernde Gewebeform überzugehen.

Ausnahmsweise und in keinem bekannten Falle als normale Entwicklungserscheinung kommt es bei dauernd wachsenden Phellogenschichten vor, dass die typisch meristematisch bleibende Zelle zur theilungsunfähigen Korkzelle wird. Alsdann gehen die Meristem-Eigenschaften und -Leistungen auf die nächstinnere Parenchymzelle über.

Die Entstehung der beiderlei aus dem phellogenen Meristem hervorgehenden Gewebeformen ist, wenn dasselbe andauernd thätig bleibt, derart bestimmt, dass alle auf seiner Aussenseite gebildeten Zellen Korkzellen, alle auf seiner Innenseite gebildeten Phelloderm werden. Rein centripetale Phellogene bilden also nur Korkzellen, reciproke einerseits diese, andrerseits Phelloderm. Dauernd thätige, rein centrifugale Meristeme würden hiernach nur Phelloderm bilden, wenn sie vorkämen. Das Vorkommen des rein centrifugalen Theilungsgangs ist aber beschränkt auf Fälle rasch erlöschender Thätigkeit, und in diesen Fällen werden entweder die inneren der wenigen erzeugten Schichten zu Phelloderm, die äusseren zu Korkzellen (Lonicera Caprifolium), oder gehen alle in Korkzellen über.

Die Zellen der Meristemschicht zeigen im allgemeinen den mit diesem Worte bezeichneten Bau; einzelne Besonderheiten, z. B. Chlorophyllgehalt bei Sambucus nigra, einseitige Wandverdickung bei Salix u. s. w., sind hier kaum

1) Vgl. Sanio, l. c. p. 99.

hervorzuheben. Ihre Form ist die polygonaler Platten, Quer- und Längsschnitt mehr oder minder scharf viereckig, der radiale Durchmesser meist erheblich kürzer als die übrigen.

Die Eigenschaften des phellogenen Rindenparenchyms oder Phelloderms sind in allen wesentlichen Punkten denen des äusseren dichten Parenchyms der Rinde gleich; es zeigt gleich diesem die Erscheinungen der Dilatation und Sklerose. Der einzige durchgreifende Unterschied von diesem besteht in seiner Entstehung als nachträglich von dem phellogenen Meristem aus zugefügte Ergänzung und in seiner aus der Genese folgenden radialen Reihung.

Der Bau der Korkzellen ist § 24, p. 116 behandelt.

Die Veränderungen, welche durch die phellogenen Bildungen in der gesammten primären und secundären Rinde hervorgebracht werden, hängen ab von dem Orte der Entstehung und von der speciellen Beschaffenheit jener. Hiernach sind drei Haupt-Erscheinungen zu unterscheiden, nämlich Oberflächenperiderm-, innere Periderm- und Borkenbildung und Lenticellenbildung. Es liegt in der Natur der Sache, dass diese dreierlei Bildungen in naher Beziehung zu einander stehen und daher auch Uebergänge zu einander zeigen können.

§ 175. Oberflächen-Periderm. Bei den meisten Stämmen holziger Gewächse, Knollen, auch bei einigen wenigen Wurzeln, wie denen von Anisostichus (Bignonia) capreolata und Clusiaceen [1]) tritt an die Stelle der Epidermis ein in oder dicht unter ihr entstehendes Periderm, dessen Meristem lange thätig bleibt und als Hauptproduct einen Korküberzug bildet. In den meisten Fällen beginnt diese Peridermbildung schon mit oder bald nach, selbst vor fertiger Streckung des Internodiums; bei den oben p. 551 bezeichneten Gehölzen mit langlebiger Epidermis später, oft erst nach vielen Jahren.

Die Initialschicht des Periderm ist in der an und für sich beträchtlichen Minderzahl der Fälle die Epidermis selbst: Nerium Oleander, Viburnum Lantana, lantanoides, prunifolium, sämmtliche Pomaceen (Fig. 216—218), Virgilia lutea, Staphylea pinnata, Solanum Dulcamara, alle untersuchten Salix-Arten (Sanio), Euphorbia antiquorum,[2]) Melastoma cymosum, Centradenia floribunda [3]). Auch die meist erst nach vielen Jahren eintretende Peridermbildung von Acer striatum ist hier zu nennen. Es wird in diesen Fällen nur die ursprüngliche Aussenwand der Epidermiszellen durch die phellogene Schicht abgehoben, gesprengt und allmählicher Abschuppung preisgegeben.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der hierhergehörigen Gewächse ist die zunächst unter der Epidermis gelegene Zellenschicht die für die Peridermbildung initiale (Vgl. Fig. 214, p. 543 und unten, Fig. 223). Die ganze Epidermis über ihr wird gesprengt und abgestossen. Beispiele Platanus, Acer campestre, Abies pectinata, Hakea florida; — Fagus silvatica, Rhamnus Frangula, Quercus Suber, pedunculata, Castanea, Ostrya, Carpinus, Corylus, Betula, Alnus, Ulmus, Juglans, Celtis, Sambucus nigra, Plectranthus amboinensis, Crassula

1) van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. XIII, 258.
2) Schacht, Lehrb. I, 287.
3) Vöchting, Bau etc. d. Melastomeen, p. 49.

tetragona, Acer pseudoplatanus, platanoides, Tilia, Catalpa, Fraxinus, Syringa, Prunus, Amygdalus, Rhamnus-Arten, Viburnum Opulus, V. Oxycoccos, Populus; Medinilla farinosa, Miconia chrysoneura[1]) u. a. m.

Hieran schliesst sich noch das bei Robinia Pseudacacia, Gleditschia triacanthos, Cytisus Laburnum beobachtete Auftreten der phellogenen Theilungen in der zweit- oder drittinnern subepidermalen Zellenlage, wobei dann 1—2 äussere Lagen sammt der Epidermis schon als geringe Borke abgestossen werden.

In dem einfachsten, aber selteneren Falle werden bei diesen Peridermbildungen nur Korkzellen erzeugt und die phellogene Meristemschicht regenerirt durch rein centripetale Theilungsfolge, Phelloderm wird nicht gebildet. So bei Nerium, wo letzteres nie aufzutreten scheint, bei Viburnum lantanoides, wo nach Sanio wenigstens noch am 5jährigen Stamme die Phellodermzellen fehlen. Auch manche Coniferen scheinen kein Phelloderm zu bilden, doch ist dies noch genauer zu untersuchen. Bei den meisten Gehölzen tritt Phelloderm in der normalen Entwickelung auf, sei es unmittelbar nach oder fast gleichzeitig mit den ersten Korkzellen, sei es erst in spätern Entwicklungsstadien, nachdem letztere bereits ausgiebig erzeugt worden sind.

Die im Detail bei Sanio l. c. nachzulesenden Verschiedenheiten in dieser Beziehung richten sich theils nach den Species, theils kommen innerhalb einer Art individuelle, oft deutlich von äussern Ursachen abhängige Abweichungen vor. In ersterer Hinsicht ist für eine Anzahl untersuchter Arten Regel, dass zuerst nur centripetale Theilungen und Korkzellenproduction stattfindet und erst spät, oft nicht vor dem zweiten Jahr eine Phellodermschicht durch eine reciproke, sofort wieder in die centripetale umschlagende Theilung gebildet wird. Letzterer Vorgang kann sich dann in der Folge von Zeit zu Zeit wiederholen. So z. B. bei den meisten Pomaceen, Virgilia, Solanum dulcamara, Hamamelis, Platanus, Acer campestre. Bei der Mehrzahl der untersuchten Formen dagegen ist das Auftreten wenigstens einer Phellodermschicht schon nach den ersten Theilungen Regel, also die Theilungsfolgen, welche Sanio centripetal-intermediär (Aronia rotundifolia, Fagus, Rhamnus frangula), centrifugal-intermediär und centrifugal-reciprok genannt hat. Letztere beiden Folgeordnungen finden sich z. B. bei Staphylea pinnata und sämmtlichen p. 563 unten, nach dem; — genannten Gehölzen.

Für die individuellen Schwankungen beschreibt Sanio in Viburnum Opulus ein exquisites Beispiel. Im Sommer bildet sich hier die erste Peridermschicht centrifugal-reciprok, der Umschlag aus der centrifugalen Folge findet nach 3—5 Theilungen statt. An Internodien, welche ihr Periderm erst später, im September ausbilden, geschieht der Umschlag rascher, schon nach der zweiten Theilung (centrifugal-intermediär), solche Internodien endlich, welche erst im Spätherbst zur Korkbildung gelangen, zeigen rein centripetale Folge. Die hier augenscheinlich vorhandenen Beziehungen zwischen der Abänderung in dem Entwicklungsprocess und den von aussen wirkenden Agentien (Wärme, Licht etc.) sind genauerer physiologischer Untersuchung zu empfehlen. — Mancherlei ähnliche, nicht immer mit äusseren Einwirkungen in Beziehung zu bringende Abänderungen werden von Sanio l. c. mitgetheilt.

Die Menge der Phellodermschichten, welche bei den in Rede stehenden Bildungen entstehen, ist im Verhältniss zu den in gleichem Zeitraum auftretenden Korklagen bei den meisten Arten eine sehr geringe; auf zahlreiche Korkzellen in einer Radialreihe kommen, selbst innerhalb mehrerer Jahre 1—2 Phellodermzellen; bei sehr lange Zeit wachsenden Peridermen, z. B. Fagus, tritt dieses Verhältniss mit der Zeit immer mehr hervor; Sanio bildet bei einem 4jährigen Zweige dieses Baumes zwei Phellodermlagen auf mehr als 7 Korklagen ab und fand an 12jährigen Zweigen nur 2—3 Phellodermlagen bei jedenfalls beträchtlich vermehrter (nicht näher angegebener) Korklagenzahl.

1) Vöchting, l. c.

Es kommen jedoch auch hier, durchschnittlich nach Arten und Genera, manche Abweichungen von der gewöhnlichen Regel vor. Bei den meisten untersuchten Arten von Salix geht aus jeder initialen Epidermiszelle im ersten Jahre hervor nach aussen eine Korkzelle, nach innen eine Phellodermzelle, zwischen beiden eine mittlere meristematische mit aussenseitig stark verdickter und sofort in der verdickten Aussenfläche verkorkender Wand. In dieser mittleren Meristemzelle wiederholt sich im zweiten Jahre die gleiche Theilung und Differenzirung wie in der initialen Epidermiszelle, und der gleiche Process findet in jedem folgenden Jahr von der jedesmaligen Meristemzelle aus statt bis zu der später eintretenden Borkebildung. Ausgiebige Phellodermbildung — bis zum dritten Jahre sechs Schichten — fand Sanio bei Quercus Suber, wo allerdings auch die Korkzellenbildung eine sehr reichliche ist. Hier dürfen wohl auch Canella alba und Cinnamodendron corticosum erwähnt werden, deren im Handel vorkommende alte Rinde (wenn nicht aussen abgekratzt) innerhalb mächtiger Korklagen und von diesen durch eine Meristemschicht getrennt, gewaltige, bis über 20 Schichten starke Phellodermzonen zeigt, soweit letzteres aus der Reihung der zugehörigen Elemente erkannt werden kann. Die Elemente der Phellodermreihen sind fast cubisch und grösstentheils Steinsklerenchym; mit diesen wechseln jedoch in der mannichfaltigsten Weise dünnwandige unverholzte, theils Amylum, theils Krystalldrusen führende Zellen ab. Genauere Ermittelung der Herkunft dieser Kork- und Phellodermbildungen gestattete mein Material nicht: nach Beobachtungen an einzelnen Rindenstücken ist ihre Entstehung in tiefern Rindenschichten allerdings nicht unwahrscheinlich.

Wie schon aus dem Vorstehenden und § 24 Gesagten erhellt, ist die Quantität der anfänglich entstehenden und zum Ersatz der beim fortschreitenden Dickenwachsthum abschülfernden Schichten, vom Meristem neuerzeugten Korklagen nach den Einzelfällen sehr ungleich. Mit diesen Differenzen stehen andere, die Form der Korkzellen und die Cohäsion der Schichten betreffende in nahen Beziehungen.

Man kann nach diesen Verschiedenheiten zwei allerdings nicht ganz scharf zu trennende Formen oberflächlicher Korkbildung unterscheiden: Korkkrusten und Korkhäute. Erstere bestehen aus zahlreichen Lagen weicher, weiter Korkzellen, welche mit dünnen, die Grenzen der Jahresproduction (p. 121) bezeichnenden plattzelligen Zonen abwechseln. Sie stellen mehrere Millimeter oder Centimeter dick werdende, weiche, im Innern concentrisch gezonte Ueberzüge dar, welche von Anfang an mit flügelartigen Vorsprüngen und tiefen Furchen versehen sind, weil die Korkproduction von Anfang an in abwechselnden Längsstreifen ungleich ausgiebig ist; und welche mit fortschreitendem Dickenwachsthum weitere unregelmässige Risse erhalten. So besonders bei Quercus Suber, occidentalis, auch Qu. pseudosuber, kletternden Aristolochien, z. B. A. cymbifera, A. biloba (vgl. Fig. 219), jüngeren Trieben von Acer campestre, Liquidambar styraciflora, Ulmus suberosa, Evonymus europaeus; Banksia-, Hakea-Arten (Mohl); auch an

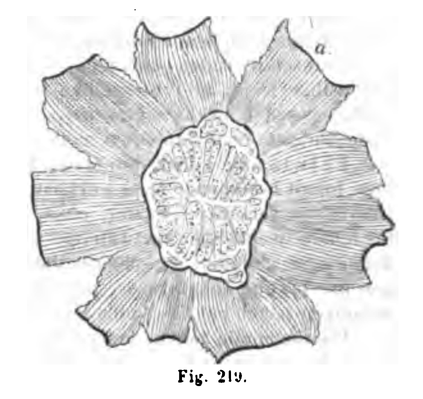


Fig. 219.

Fig. 219. Aristolochia biloba. Querschnitt des Stammes. a stark entwickelter tiefrissiger Kork. (Etwa viermal vergr.) — Aus Schleiden, Grundz.

der oben erwähnten Canella-Rinde ist das Phelloderm von dicken weichen Korklagen aussen bedeckt.

Korkhäute, Mohl's Periderma, aus platten Zellen allein oder aus solchen und mit ihnen abwechselnden dünnen weitzelligen Lagen (z. B. Betula, Boswellia etc. Vgl. § 24) bestehend, bilden die den bei weitem meisten Gehölzen zukommenden glatten Ueberzüge der Rinde. Ihre Mächtigkeit ist bei gleichem Alter des Triebes nach den Einzelspecies sehr verschieden, je nach der Quantität jährlicher Neubildung und der Dehnbarkeit der Korkzellenwände. Alle diese Verhältnisse können gleich bleiben, so lange das Oberflächen-Periderm überhaupt besteht, oder in verschiedenen Altersperioden eines Triebes wechseln. Hiernach richtet sich die überaus mannichfaltige Beschaffenheit der Oberfläche von dauernd peridermbildenden Gehölzen, zu deren Veranschaulichung einige wenige Beispiele hier genügen müssen.

Wie schon erwähnt, bilden viele Salix-Arten (z. B. Salix alba) in jüngeren Jahren jährlich eine Korkzellenschicht, alle successiven Schichten von dem p. 565 angegebenen charakteristischen Bau, die äussersten folgen dem Dickenwachsthum durch Dehnung und werden schliesslich unmerklich gesprengt und abgeschülfert, die Korklage bleibt daher dünn und glatt.

Fagus silvatica bildet eine höchst dehnbare und feste Korkhaut, welche vom ersten Jahr an zeitlebens aus wenigen Lagen gleichartiger platter Zellen mit braunem Inhalt besteht und vom Meristem aus nur schwachen successiven Zuwachs erhält. Der junge Stamm oder Ast hat daher glatte braune Oberfläche. Die äussersten Lagen der Korkhaut werden unmerklich gesprengt und verwittern unter Entfärbung des Inhalts. Gegen das zehnte Lebensjahr[1]) wird dieser Process ausgiebiger und beginnt der glatten Oberfläche die matt weissliche Farbe zu verleihen, durch welche sie (seltene Ausnahmsfälle späterer Borkenbildung abgerechnet) zeitlebens ausgezeichnet bleibt.

Aehnliche Verhältnisse finden bei anderen Gehölzen mit dauernd glatter Korkhaut statt, z. B. Carpinus-, Planera-Arten. Andere wie z. B. die Prunus-Arten bilden, soweit bekannt, ebenfalls nur gleichartige plattzellige Korkhäute, letztere aber dicker, in hohem Grade zähe und der Verwitterung lange widerstehend. In Folge letzterer Eigenschaften haften die schliesslich gesprengten äussern Lagen der Rindenoberfläche als feste Hautlappen an.

Die Triebe von Corylus Avellana bilden im ersten Jahre eine aus weiten dünnwandigen Zellen bestehende Korkhaut. Diese wird bald gesprengt und stellt den gelblichgrauen leicht abschülfernden Ueberzug der jährigen Triebe dar. Später werden abwechselnd plattzellige feste, und weitzellige weiche (1—2 Zelllagen dicke) Korkschichten gebildet, letztere werden leicht zersprengt, die festen blättern von ihnen in Fetzen ab, welche dem mehrjährigen Triebe anhaften bleiben.

Betula alba bildet vom ersten Jahre an eine aus gleichartigen platten Zellen mit braunem Inhalt bestehende feste Korkhaut. Die Triebe sind daher zunächst mit glatter brauner Oberfläche versehen. Später, etwa vom fünften Jahre ab wechseln mit den plattzelligen Schichten weitzellige zartwandige ab, anfangs einfach, später aus mehreren bis vielen Zellenlagen gebildet. In späteren Jahren bleibt auch in den neugebildeten plattzelligen Lagen die braune Inhaltsmasse aus, die ganze Korkhaut wird farblos. Zerreissung der zartwandigen Lagen hat das Abblättern der Korkhaut zur Folge.

Die ungemein zähen, lederartigen dicken Korkhäute von Boswellia papyrifera spalten in Blätter durch Zerreissung der dünnen, spröden verkieselten Schichten, welche oben § 24 beschrieben wurden.

§ 176. Eine Anzahl Dicotylen-Stämme resp. -Aeste und fast sämmtliche Wurzeln der Dicotylen und Coniferen erleiden durch die erste Peridermbildung

1) Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 177.

in sofern eine tief eingreifende anatomische Veränderung, als dieselbe im Innern, in grösserer Entfernung von der Oberfläche eintritt und alle ausserhalb des Periderm gelegenen Theile, durch die Korkschicht von der Saftzufuhr abgeschnitten, absterben. Die abgeschnittenen Gewebemassen werden die Borke genannt (Mohl, l. c.). —

Die inneren Periderme entstehen durch den für Peridermbildung allgemein gültigen Entwicklungsprocess, rings um das ganze Glied in einer von der Mitte dieses überall annähernd gleichweit entfernten, dem Umrisse des Bastkörpers folgenden Fläche, deren Querschnitt je nach dem des Bastkörpers kreisförmig oder vor den Markstrahlen eingebuchtet ist. Je nachdem die Gesammtoberfläche des Gliedes der des Bastkörpers ähnlich oder unähnlich ist, liegt daher die Peridermschicht von jener in überall gleich oder wechselnd ungleicher Entfernung. Sie läuft z. B. als Ring um den kreisförmigen Bastquerschnitt von Thuja, Juniperus, vor den Kanten der Zweige in weiter Entfernung von der Oberfläche, dazwischen nur durch eine schmale Parenchymzone von dieser getrennt; Zwischen den Kanten oder Vorsprüngen der Casuarina-Zweige selbst unmittelbar unter der Epidermis her.

Bezüglich ihrer speciellen Stellung wird am Besten zunächst unterschieden werden zwischen den Stämmen, resp. ihren Aesten und den Wurzeln.

1. Es wurde schon oben angeführt, dass bei manchen Leguminosen-Stämmen die Initialschicht der Peridermbildung die zweit- bis drittäussere Rindenzellenlage ist. Diese Fälle vermitteln den Uebergang zu den hier zu betrachtenden mit tiefer liegender Initialschicht.

Die Lage dieser ist, wie aus dem Vorkommen der Uebergangsformen von vorn herein wahrscheinlich wird, keine für alle Fälle allgemein gültig bestimmte. Vielmehr liegt sie

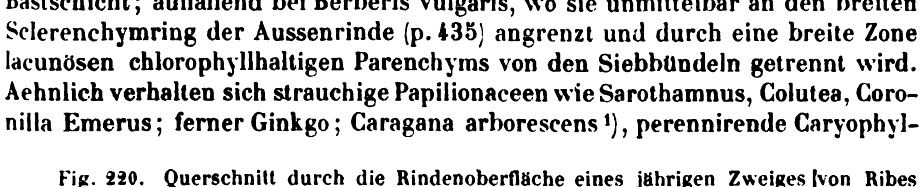


Fig. 220.

a) relativ weit entfernt von der Bastschicht; auffallend bei Berberis vulgaris, wo sie unmittelbar an den breiten Sclerenchymring der Aussenrinde (p. 435) angrenzt und durch eine breite Zone lacunösen chlorophyllhaltigen Parenchyms von den Siebbündeln getrennt wird. Aehnlich verhalten sich strauchige Papilionaceen wie Sarothamnus, Colutea, Coronilla Emerus; ferner Ginkgo; Caragana arborescens [1]), perennirende Caryophyl-

Fig. 220. Querschnitt durch die Rindenoberfläche eines jährigen Zweiges (von Ribes nigrum (500). *e* Epidermis, *h* Haar, *pr* vertrocknetes und verzerrtes Parenchym der Aussenrinde, *b* äussere Bastregion. *K* Periderm, bestehend aus der Korkhaut *k*, chlorophyllhaltigem Phelloderm *pd* und der phellogenen Meristemschicht bei *c*. — Aus Sachs, Lehrb.

1) Sanio, Stahl l. c.

leen-Stämmchen (Dianthus, Silene spec.), mit der Korkschicht dicht innerhalb des vom Baste durch eine Parenchymzone getrennten Sklerenchymringes. Auch die einiger Besonderheiten wegen unten noch näher zu betrachtende Peridermbildung von Casuarina und Abietineen kann hierher gerechnet werden.

b) nahe der Aussengrenze der Bastschicht, und zwar, bei Abwesenheit von distincten Faserbündeln an der Aussengrenze der Siebregion dicht an diese anstossend: Lycium barbarum, Cobaea, Ribes (Fig. 220), Deutzia scabra, Lonicera-Arten, manche Melastomaceen (Melastoma heteromallum, Lasiandra-, Heterocentronarten[1]), Thuja, Juniperus; auch Atragene und Clematis sind eher hier als unter der Kategorie mit Bastfaserbündeln zu nennen. Bei Anwesenheit von Bastfaserbündeln liegt das Phellogen entweder unmittelbar aussen von diesen (Rubus idaeus nach Sanio) oder dicht an ihrer Innengrenze (Punica, Spiraea opulifolia, Philadelphus, Melaleuca, Vitis). Bei den genannten Melastomaceen grenzt die Initialschicht der den Bast umziehenden Endodermis direct an. In wieweit solche Beziehung zu einer Pleromscheide anderweit vorkommt, ist noch zu untersuchen.

Die Theilungsfolge ist in den hierher gehörigen, von Sanio untersuchten Fällen centrifugal-reciprok (Berberis, Caragana, Lycium, Deutzia, Lonicera, Philadelphus, Rubus, Melaleuca), bei den Melastomeen und Casuarina centripetal. Für die übrigen genannten Fälle ist die Theilungsfolge nicht näher untersucht.

Phelloderm wird bei Ribes, Lycium, Caragana, Deutzia, Lonicera, Spiraea gebildet, wie mir scheint auch bei genannten Cupressineen; in den übrigen Fällen ist es nicht gefunden oder nicht angegeben. Die Korkzellen bilden miteinander dünne, aus wenigen Lagen bestehende Häute. Bemerkenswerth ist die höchst unregelmässige, noch näher zu untersuchende Ordnung der dünnen Korkhaut von Cobaea.

Bezüglich der sehr mannichfaltigen Einzelheiten in der ersten Entwicklung und Stellung des Periderm und des Baues seiner fertigen Theile ist auf die Monographien zu verweisen. Hier seien nur noch einige Specialfälle beispielsweise beschrieben.

Die oben genannten Cupressineen und wohl auch die ähnlich aufgebauten verwandten haben an den jungen Internodien mehr oder minder breite stumpfe, von den Blättern herablaufende parenchymatische Vorsprünge der Aussenrinde, durch welche Gefässbündel, oder Harzgänge (Juniperus), oder beide schräg zu dem nächsthohern Blattgehen. Der Umriss des Bastkörpers ist im Querschnitt kreisförmig. Die Peridermінitialschicht geht dicht an dem Bastkörper her — ihre Lage muss noch präciser bestimmt werden —, zwischen den Blattvorsprüngen nur um wenige Zellschichten, vor denselben we[illegible] von der Epidermis entfernt; die ganzen Vorsprünge mit den Bündeln und Harzgängen werden durch die Korkschicht abgetrennt.

Die Abietineen verhalten sich, soweit bekannt, bezüglich der ersten Peridermbildung sehr ungleich. Abies pectinata bildet, wie oben erwähnt, ihr Periderm in der subepidermalen Parenchymschicht. Nach Mohl's Angaben,[2] welche jedoch nicht genauer auf diesen Punkt eingehen, ist für Ab. sibirica und Pinus Strobus das gleiche Verhalten anzunehmen. Im Gegensatz hierzu steht Larix europaea, wo durch innere Peridermbildung im ersten Jahre die parenchymatischen, Harzgänge führenden Blattkissen abgestossen werden; ob auch zwischen den Blattkissen das Periderm in der Tiefe auftritt oder, wie Sanio vermuthet, unmittelbar hypoderm, wie in den Furchen bei Casuarina, ist nicht bekannt. Abies excelsa, Pinus silvestris und nigricans verhalten sich, nach Mohl, bezüglich der ersten Peridermbi-

1) Vöchting, l. c. p. 51.
2) Bot. Ztg. 1859, p. 337.

dung in den Blattkissen, der Lärche ähnlich, nur mit dem Unterschied, dass das Periderm zumal bei Pinus weniger tief einspringt und aussen von den Harzgängen liegt.

Casuarina[1]) hat an den Zweiginternodien starke, durch enge Furchen getrennte Längsvorsprünge. Der etwa cylindrische Bastkörper wird umgeben von einer breiten chlorophyllarmen Parenchymzone, welche in den Furchen bis zur Epidermis reicht, in den Vorsprüngen von dieser getrennt ist durch die früher beschriebenen Gewebemassen, durch welche etwa im Niveau des Furchengrundes das Gefässbündel des nächstobern Blattabschnitts läuft.

Die Peridermbildung beginnt in den Furchen und zwar in der subepidermalen Parenchymschicht. Sie setzt sich von jeder Furche aus nach beiden Seiten fort durch eine gegen das Gefässbündel gerichtete Schicht des innern Parenchyms und zuletzt durch einen quer durch den Siebtheil des Bündels gehenden Zellstreifen. Die Peridermschicht schneidet also in den Furchen nur die Epidermis, zwischen denselben die ganzen Blattvorsprünge mit dem äusseren Theile ihrer Gefässbündel ab.

2. Ganz allgemeine Regel ist innere erste Peridermbildung bei den nach dem Dicotylentypus in die Dicke wachsenden Wurzeln[2]) und die Initialschicht für dieselbe ist hier stets die der Endodermis innen anliegende Pericambium- oder rhizogene Zellenlage. Bei der Keimpflanze erstreckt sie sich in vielen Fällen von der Wurzel aus aufwärts über das hypocotyle Glied. Ihr Beginn coincidirt mit dem des ausgiebigeren cambialen Dickenwachsthums und durch das Zusammenwirken beider Processe wird in der Regel die ganze ausserhalb des Periderms oder der Endodermis befindliche Rinde gespalten und abgestossen, um bei den im Boden befindlichen Wurzeln sofort der Verwitterung anheimzufallen, über dem Boden befindlichen Theilen dagegen in Form von allmählich vertrocknenden Lappen anzuhaften. Bei rasch anschwellenden Theilen treten diese sehr auffallend hervor; ihre Spaltung von einander geht oft genau in den Längslinien vor sich, in welchen das cambiogene Dickenwachsthum anfangs vorwiegend ausgiebig ist, also in den vor den primären Siebstreifen des Gefässbündels gelegenen. Da diese bei den diarchen Hauptwurzeln mit den Cotyledonen alterniren, so tritt bei solchen eine Spaltung in zwei Lappen ein, deren jeder unter einem Cotyledon liegt, eine bei der mit dem hypocotylen Gliede rasch anschwellenden Wurzel rübenbildender Pflanzen (Brassica Rapa, Raphanus etc.) vielbeschriebene, von Turpin 1830 völlig klargelegte Erscheinung.[3]) Bei minder rascher Anschwellung hat der in Rede stehende Abwurf der relativ meist voluminösen primären Rinde oft eine Verminderung der Gesammtdicke des Gliedes zur Folge, welche sich erst durch späteren Zuwachs wieder ausgleicht; die meisten Dicotylen- und Gymnospermen-Wurzeln sind beim Beginn des Secundärzuwachses in Folge des Verlustes der Aussenrinde dünner als vorher.

Der Beginn und Fortgang der Zelltheilungen in dem Periderm der Wurzeln ist zwar nicht in alle Einzelheiten untersucht, entspricht aber, soweit bekannt, den allgemeinen Regeln der Peridermbildung. Ihre Producte sind, nach den durch van Tieghem bekannten Daten, in allen Fällen, auch bei den Coniferen, sowohl Phelloderm als Korklagen. Ersteres bildet eine parenchymatische Aussenschicht von immer relativ geringer Mächtigkeit. Die Korkzellen bilden meist

1) Sanio, l. c. — Löw, l. c. Vgl. p. 267. 2) van Tieghem, Symmétrie de Struct. l. c.
3) Turpin, Ann. sc. nat. 1. Sér. Tom. XXI, 293, pl. 5. Vgl. Bot. Ztg. 1873, p. 129, 297.

dünne Häute, selten (z. B. Pistacia Lentiscus) mächtigere rissige Korkmassen. An den mehr oder minder fleischigen Wurzeln krautiger Gewächse ist die zusammenhängende Korkhaut oft ausserordentlich dünn, auf 1—2 Zellenlagen reducirt. Die Abschülferung und Verwitterung der jeweils äussersten Lagen wird bei den im Boden befindlichen Wurzeln durch die Beschaffenheit ihrer Umgebung ohne Zweifel erheblich beschleunigt.

An den Wurzeln der Holzgewächse ist die Gesammtbeschaffenheit der Korkhaut der des Stammes ähnlich. Ueber die speciellen Differenzen, welche zwischen beiden etwa bei derselben Pflanze vorkommen, liegen eingehende Untersuchungen nicht vor. Bei vielen krautigen Pflanzen fällt die relativ grosse Unregelmässigkeit in der Anordnung der gesammten Peridermschicht auf.

Die ebenfalls ganz oder theilweise verkorkten Zellen der Endodermis bilden beim Beginn der Abstossung der Aussenrinde vielfach die äusserste Lage der Korkschicht, um beim weiteren Wachsthum ihrerseits zuerst abgestossen zu werden.

§ 177. Wiederholte Bildung innerer Periderme. Die erste Peridermbildung, mag sie innere oder oberflächliche sein, ist bei manchen Holzgewächsen die einzige, das Periderm folgt dem Dickenwachsthum der von ihm umschlossenen Theile: Fagus. Die bei weitem meisten Gehölze bilden dagegen an Stamm und Aesten nach dem ersten Periderm neue, innere, welche successive in tieferen Rindenschichten entstehen und successive tiefere Gewebezonen als vertrocknende Borke abschneiden. An Wurzeln ist dieser Process auch beobachtet (z. B. Sassafras, Vitis u. a.), jedoch immer in geringer Ausgiebigkeit, im übrigen, soweit bekannt, von den Stämmen nicht verschieden. Genauere Untersuchungen liegen nur für letztere vor.

Bei den Arten, deren erstes Periderm in der Tiefe der Rinde entsteht (Lonicera, Vitis, Clematis, Cupressineen etc.), nehmen auch alle späteren die gleiche Anordnung wie das erste an, schneiden also jedesmal eine, wenn auch nicht immer ganz vollständig und regelmässig ringförmige Rindenschicht ab (Ringelborke, Hanstein). Bei den Arten mit oberflächlichem Erstlingsperiderm dagegen entstehen die successiven inneren in der Form, dass sie, an die jeweils äusserste Peridermlage ansetzend, schuppenförmige Rindenstücke abschneiden (Schuppenborke). Die einzelnen Schuppen haben selbst bei demselben Individuum höchst ungleiche Gestalt und Grösse. Ihre Bildung beginnt an morphologisch nicht bestimmten Orten; an oder unter den Rand der ersten setzt sich die Peridermschicht an, welche neben dieser eine zweite der gleichen Rindenschicht angehörige abtrennt, und ohne erkennbare Regelmässigkeit setzt sich die gleiche Erscheinung rings um die Stammoberfläche fort, die erste Rindenschicht schuppenweise abschneidend und dann in derselben Art eine tiefere ergreifend. Auch die in verschiedener Tiefe einander folgenden Schuppen sind in Gestalt und Grösse von einander verschieden, sie passen nicht aufeinander.

Die Eigenschaften einer Borke hängen, nächst der angegebenen Gliederung, ab von dem Bau des vertrocknenden Gewebes und dem des Periderms, speciell der Korkschichten desselben. In ersterer Beziehung handelt es sich wesentlich um die verschiedenen Grade von Härte und Zähigkeit der vertrocknenden Gewebelagen, bedingt durch das Vorkommen von Faser- und Stein-

sklerenchym zwischen weicheren, beim Eintrocknen oft brüchig werdenden und leicht bröckelnden Geweben. Sodann um die Dicke der jedesmal abgestossenen Gewebezone, welche nach dem Einzelfall aufs mannichfaltigste wechselt und für welche in nachstehenden Beschreibungen specielle Beispiele zu finden sind. In den Korkschichten treten die sämmtlichen oben erwähnten Verschiedenheiten des Baues auf und je nach den Combinationen derselben kommen den einzelnen Arten vielerlei Besonderheiten zu.

In erster Linie tritt die Verschiedenheit in der Cohäsion der Membranen der alten, vertrocknenden Korkzellen hervor. Sind dieselben zart und wenig zähe, so müssen sie zerrissen werden einerseits durch die fortschreitende Dehnung des Stammumfangs, andererseits durch die Schrumpfung der austrocknenden Gewebelagen. Läuft eine so beschaffene Korklage über die Fläche einer vertrocknenden Borkenschicht, so löst sich diese vollständig ab. Ein exquisites Beispiel hierfür ist die bekannte Schuppenborke der Platanen. Die eine Schuppe abgrenzende, nur wenige Lagen starke Korkschicht besteht in ihrem äusseren, der Schuppe anliegenden Theil aus zartwandigen brüchigen Zellen, innen aus den § 24 erwähnten derb- und gelbwandigen. Durch vollständige Zerreissung der zartwandigen Zone wird die Schuppe abgelöst, die derbwandige bleibt, bis zur nächstfolgenden Abschuppung als ziemlich glatte Bedeckung des lebenden Gewebes. Die Rindenoberfläche bleibt hierdurch im Ganzen glatt, nur mit den flachen, dem Umriss der abgeschuppten Stücke entsprechenden, von Jahr zu Jahr wechselnden Unebenheiten. Aehnliches findet statt bei Taxus baccata, bei der als China bicolorata vorkommenden falschen Chinarinde, am Stamme von Arbutus Andrachne, Unedo, Salix amygdalina und Verw.; auch Pirus Malus kann hier genannt werden. Am jüngeren Stamme und an den Wipfelästen von Pinus silvestris und Verw. bestehen die Korkschichten, welche die dünnen kleinen Borkenschuppen abschneiden, aussen und innen aus je einer wenigschichtigen Lage zartwandiger, leicht zerreissender Zellen und zwischen diesen beiden Lagen befindet sich eine 1—2schichtige, von sklerotischen Elementen gebildete; sie reicht nicht immer bis zum Rande der zartwandigen Lagen. Durch Zerreissung der zartwandigen Lagen zerblättert die gesammte Borke und zwar theils in die dünneren, von vertrocknetem Rindengewebe und anhaftenden Korklagen gebildeten eigentlichen Borkenschuppen, theils in papierdicke, zähe, federnde Blättchen, welche die sklerotischen, derben persistenten Schichten der Korkzonen sind.

Auch die blätterige Ringborke von Melaleuca-Arten (zumal M. styphelioides), Callistemon, Vitis, Clematis etc. gehört streng genommen hierher. Sie wird nur in Form faseriger, der Rinde anhaftender Lappen lange festgehalten und am Abfallen gehindert durch die dem vertrocknenden Rindengewebe angehörenden zahlreichen Bastfaserstränge, welche als ein festes spitzmaschiges Fasernetz jede den Stammumfang umfassende abgeschuppte Zone durchsetzen und stützen.

In dem Maasse als die Cohäsion der alten Korkmembranen eine grössere wird, bleiben die von aussen nach innen folgenden Borkenschichten fester aneinander haften, als eine zusammenhängende Kruste, welche mit fortschreitendem Dickenwachsthum successive von aussen her einreisst und allmählich verwittert. Die Gehölze mit dicker, rissig-lappiger Borke, wie Eichen, Birken,

Pappeln, die meisten Weiden, Robinia u. s. f., stellen hierfür allbekannte Beispiele dar; auch die Rinde des alten Stammes von Pinus silvestris sei als Beispiel ausdrücklich erwähnt, weil ihre so auffallende Verschiedenheit von derjenigen junger Stämme und Aeste zwar nicht ausschliesslich, aber doch hauptsächlich in der verschiedenen Cohäsion der vorerwähnten dünnwandigen Korklagen ihren Grund hat. Die weiteren Verschiedenheiten liegen in dem Bau der abgeschuppten, wohl durch massiges Phelloderm veränderten, übrigens noch näher zu studirenden Bastzone. —

Ein nothwendiger directer Zusammenhang zwischen der Richtung der Risse in der Oberfläche und der Gestalt, Grösse u. s. w. der successive abgeschnittenen Borkenschuppen besteht nicht, wenigstens nicht in den typischen hierher gehörigen Fällen. In solchen, welche zwischen diesen und der durch die Platane repräsentirten völligen Abschuppung die Mitte halten, mag er vorkommen.

Zweitens, und unabhängig von der Cohäsion der Membranen, kommt die Dicke und die specielle Structur der gesammten Korkschicht in Betracht und finden in dieser Hinsicht wesentlich dieselben Verschiedenheiten statt, welche oben für die Korkbildung im allgemeinen und für oberflächliche Periderme angegeben wurden.

In den meisten Fällen wohl sind die borkenabschneidenden Korkschichten wenige, nicht viel über zehn Zellenlagen mächtige Häute, die Zellen selbst dabei der platten Form angehörig, z. B. Platanus, Pinus silvestris, oder weit selbst radial gestreckt (z. B. Melaleuca), successive Schichten gleich oder ungleich.

Andrerseits findet sich auch in manchen Fällen wiederholter innerer Peridermbildung massige Korkproduction, sehr vielschichtige, dicke, dem blossen Auge als breite Zonen erkennbare Lagen. Der Kork gehört in diesen Fällen wohl immer der weitzelligen, dünnwandigen Form an, oder besteht aus dieser und damit abwechselnden concentrischen Zonen platter Elemente. Beispiele hierfür sind Acer campestre mit breiten weichen Korkzonen; die ältere borkenbildende Rinde von Betula alba mit ebenfalls breiten, dem weissen Oberflächenperiderm des jüngern Stammes ähnlich gebauten, jedoch festeren Korkzonen; vor allem aber die Korkeichen. Die Rinde des Stammes von Quercus pseudosuber wird bedeckt von einer an dem untersuchten starken, mindestens 40jährigen Stammstücke bis 2^{cm} dicken, aussen rissigen Korkkruste, welche schlechtem Flaschenkork gleich sieht und, bezüglich der Korkelemente den gleichen Bau wie dieser hat. Sie schliesst in verschiedener Tiefe zahlreiche, zerstreute, kaum über 2^{mm} dicke, 1^{cm} bis etwa 6^{cm} breite und lange Schuppen vertrockneten Rindengewebes wie Inselchen ein. Die eigentlich Kork liefernden Eichen, speciell Q. Suber haben im spontanen Zustande die Neigung zu ähnlicher Borkebildung, jedoch mit noch weit reichlicherer Korkproduction. Letztere tritt allerdings vorwiegend als Oberflächen-Periderm auf (vgl. p. 565) kann jedoch auch später am völlig intacten Baume von inneren wiederholten Peridermen ausgehen und schmale Rindenstücke zwischen breiten Korkzonen abschneiden[1]. Zum Zwecke der Gewinnung technisch werthvollen Korkes wird die Neigung des Baumes zu wiederholter innerer Peridermbildung bei der

1) Vgl. C. De Candolle, Mém. Soc. phys. de Génève, XVI, 1 (1861), Taf. I, Fig. 2

Korkeichen und der Birke künstlich benutzt. Mehrfache auch in neuerer Zeit noch hervorgetretene Missverständnisse über die dabei stattfindenden Proceduren und Erscheinungen mögen eine kurze, das rein Technische unberührt lassende Darstellung des Sachverhalts an dieser Stelle rechtfertigen.

Die intacte Korkeiche[1]) bildet auf Stamm und Zweigen das oben beschriebene, die dicke, von aussen einreissende Korkmasse producirende Oberflächen-Periderm. Auch an vieljährigen Aesten und Stämmen wird jene meist allein über der vollständig fortlebenden Rinde beobachtet, die soeben erwähnten inneren Periderme nur ausnahmsweise, was allerdings darin seinen Grund haben kann, dass intacte alte Stämme nur selten zur Untersuchung gekommen sind. Zur Gewinnung des technisch gebrauchten Korks wird der wenig brauchbare, oberflächlich gebildete (sogenannte männliche) ringsum vom Stamm abgelöst (demasclage); zwar vorsichtig und glatt, aber nicht ohne das lebende Rindengewebe — im besten Falle mindestens Phellogenschicht und Phelloderm — überall zu verletzen und blosszulegen. Während dieses nun von der verletzten Oberfläche aus abzusterben beginnt, tritt ein Paar Millimeter unter letzterer, rings um den ganzen Stamm, ein neues Periderm auf, dessen Phellogenschicht eine neue, die aussen von ihr befindliche Rindenportion abstossende Korklage erzeugt. Diese wächst schneller als der männliche Aussenkork, und wird als »weiblicher« technisch verwendet. Die erste Abschälung des männlichen Korkes wird an dem etwa 15jährigen Baume vorgenommen. Eine brauchbare weibliche Korkschicht kommt in etwa 10—12 Jahren zu Stande; eine vorliegende 12jährige hat beispielsweise, ohne weitere Appretur erfahren zu haben, die durchschnittliche Dicke von gegen 3cm. Die hinreichend dicke weibliche Korkschicht wird nun zum Zweck der Verwendung abgeschält wie die männliche, und seitens des Baumes in der oben beschriebenen Weise durch eine innere Peridermbildung von neuem ersetzt. Der gleiche Process kann periodisch wiederholt werden, bis der Baum etwa 150 Jahre zählt. Ihrem Wachsthum unbegrenzt überlassen, kann eine weibliche Korkschicht gewaltige Dicke erreichen; ich habe ein 17cm starkes Stück, freilich von sehr schlechter Qualität vor mir.

Ein ganz ähnliches Verfahren, wie zur Gewinnung des Eichenkorkes, wird in den nordrussischen Gouvernements angewendet zur wiederholten Gewinnung von Korkhäuten der Betula alba. Auch bei diesem Baume ist die nachträglich innen gebildete Korkhaut von der erstgebildeten durch grössere, in dem Vorherrschen zarter weiter Korkzellen begründete Weichheit ausgezeichnet.[2]).

§ 178. Vergleicht man auf Grund der vorstehend und in den § 175—177 angegebenen Daten die untersuchten Holzgewächse bezüglich des Vorkommens und Fehlens der beschriebenen Peridermformen, des Auftretens und periodischen Wechsels der letzteren nach Zeit, Ort und Individuum, so stellen sich folgende Fälle heraus.

1. Wenige dicotyle Holzgewächse, keine Gymnospermen behalten die Epidermis und entbehren jeder Peridermbildung zeitlebens oder durch eine grössere Zahl von Wachsthumsperioden. Hierher gehörige Fälle sind p. 551 angegeben. Acer striatum ist von den mit ausgiebigem Dickenwachsthum versehenen Gehölzen der bemerkenswertheste bekannte Fall; an fussdicken, wenigstens 40—50jährigen Stämmen fand ich die Epidermis noch grösstentheils erhalten, nur vereinzelte locale Peridermflecke, von welchen zudem zweifelhaft bleibt, ob ihre Entstehung nicht durch leichte Verwundungen verursacht war.

2. Bei weitem die Mehrzahl der in Rede stehenden Stämme bilden

---

1) C. De Candolle, l. c. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1848, 361. — Siehe auch Flückiger, Pharmacognosie, 384.

2) Vgl. v. Merklin. Mélanges biolog. de l' Académie des S. Pétersbourg. IV (1864) p. 563.

Oberflächen-Periderm; wiederum relativ wenige (Negundo, Ilex, Sophora japonica etc.) erst in der zweiten oder einer noch späteren Vegetationsperiode des Triebes; weitaus die meisten in der ersten Vegetationsperiode, nach vollendeter Streckung und primärer Gewebedifferenzirung des jedesmaligen Internodiums, in unserm Klima durchschnittlich beginnend zwischen Ende Mai (Aesculus) und Ende Juli (Tilia). Verspätete Triebe können vor vollendeter Streckung Periderm bilden.[1].

Manche Bäume beschränken sich auf die Oberflächen-Peridermbildung zeitlebens oder lange Jahre hindurch. Das Periderm folgt ihrem Dickenwachsthum. Sie haben in Folge hiervon eine glatte Rinde bei dünner Korkhaut, einen rissigen Korküberzug bei massiger Korkentwicklung (Quercus Suber). Lebenslänglich verbleibt dieses Verhalten bei der gewöhnlichen Buche, mindestens sehr viele (gegen 50) Jahre bei Abies pectinata, Carpinus, der Korkeiche u. a. m.

Auch dies ist wiederum, im Vergleich mit der Mehrzahl der Fälle, Ausnahme. Bei weitem die meisten Gehölze dieser Kategorie bilden später in periodischer Wiederholung innere Periderme und werfen das oberflächliche sammt den successive äussern Rindenzonen in Form von Schuppen-Borke ab.

Ueber das Lebensalter, in welchem die innere Peridermbildung und Borkenabschuppung beginnt, liegen wenige hierher gehörige genauere Angaben vor. Bei manchen Bäumen geschieht dies schon früh, bei Ulmus effusa schon in der 3.—4., bei Robinia pseudacacia nach Hartig manchmal schon in der ersten Vegetationsperiode des Triebs. Nach demselben Autor[2]) beginnt sie bei den einheimischen Eichen etwa im 25.—35., den Erlen im 15.—20., den Linden im 10.—12., Salix amygdalina im 8.—10. Lebensjahre; bei anderen borkereicheren Weiden früher. Bei der Birke (B. alba) beginnt an den Stämmen vom 5—6ten Lebensjahre an Borkenbildung, am Fusse anhebend und allmählich aufwärts schreitend, selten über 4 Meter hoch hinauf. Populus tremula behält das glatte Oberflächenperiderm viele Jahre lang, bei P. nigra, pyramidalis wird es früh durch Borkenbildung abgestossen.

Der Stamm von Pinus (silvestris und nigricans beginnt nach Mohl[3]) im 8.—10. Jahre die Bildung seiner dicken Schuppenborke.

3. Eine relativ geringe Zahl oben p. 567 genannter Gehölze bildet ihr erstes Periderm in der Tiefe der Rinde und stösst hierdurch die äussern Lagen dieser sofort ab. Dies geschieht in den bekannten Fällen immer während der ersten Vegetationsperiode des Triebes oder an der Grenze zwischen dieser und der zweiten. In dem weiteren Verhalten treten alsdann folgende verschiedene Erscheinungen auf.

a. Der Trieb bleibt nach Bildung des ersten Periderms von diesem bedeckt, dasselbe folgt dem Dickenwachsthum zeitlebens oder wenigstens Jahre lang und erst in späten Jahren tritt von neuem inneres Periderm und Borkebildung auf. Am Stamm von Cobaea scandens ist, nachdem die Aussenrinde im ersten Jahre abgestossen und die Bastschicht mit einem unregelmässigen Periderm

1) Vgl. Sanio, l. c. p. 41, 58.
2) Vgl. die Beschreibung genannter Bäume in dessen Forstl. Culturpfl.
3) Bot. Ztg. 1859, 338.

umkleidet ist, keine fernere innere Peridermbildung beobachtet. Letztere tritt (nach Hanstein l. c.) ein bei Ribes; ferner bei Punica Granatum, wo der jährige Zweig, nachdem er sich unter der oben bezeichneten Abstossung der äussern Rinde mit Periderm bekleidet, 10—20 Jahre lang in die Dicke wachsen kann, ehe eine neue (wohl Ringel-) Borkenbildung wiederum eine schmale Rindenzone abwirft. Von Nadelhölzern sind hier zu nennen Pinus silvestris und nigricans, bei welchen am Stamm die Borkenabstossung mit dem 8.—10. Jahre beginnt, Larix mit ohngefähr im 18., Abies excelsa mit etwa im 20. Jahre anhebender, dann reichlich wiederholter Schuppenborkenbildung.[1]).

b. Der ersten ringförmigen inneren Peridermbildung folgen successive ebenso geordnete neue, in kurzen, aber nicht näher bestimmten Zeiträumen, und ohne nähere, wenigstens ohne näher bekannte Beziehungen zu dem jährlichen Bastzuwachse. So bei der Mehrzahl der oben genannten Gehölze mit Ringborke, z. B. Melaleuca, Callistemon, Cupressineen etc., deren Rinde sich in wenigen Jahren mit mehreren Borkenlagen bedeckt.

c. In jeder auf die erste folgenden Vegetationsperiode wird eine neue Bastzone erzeugt und am Ende der Periode die gesammte, aus der vorjährigen stammende durch Peridermbildung abgestossen: Vitis, Clematis, Atragene, Caprifolium.

4. Die untersuchten Gehölze zeigen, soweit bekannt, in allen Individuen das gleiche Verhalten oder erbliche individuelle Verschiedenheiten. Beispiele für letztere sind in der Steinbuche, den borkebildenden Korkeichen oben erwähnt; auch die als Kork-Ulme bekannte Abänderung von Ulmus effusa, mit grossen flügelartigen Korkwucherungen an der Oberfläche des im etwa 6ten Jahre abgeworfenen ersten Periderms der jungen Triebe ist hier zu erwähnen.

5. Die beschriebenen Erscheinungen erstrecken sich meist gleichartig über den ganzen Stamm und seine Verzweigungen; doch kommen auch Fälle von nach verschiedenen Höhenzonen verschiedener Peridermbildung vor. So bei Pinus silvestris (p. 571), welcher Baum durch die dicke Borke am unteren Stamme und die feinblättrige an Wipfel und Aesten ausgezeichnet ist von Verwandten, z. B. P. Laricio, bei welchem die dicke Borke bis in den Wipfel reicht. Ferner nach Hartig bei der Birke, deren höhere Stammtheile und Aeste unabhängig von ihrem Alter stets nur vom Oberflächenperiderm bekleidet bleiben. —

§ 179. Lenticellen.[2]). Bei den meisten Periderm bildenden Holzgewächsen sind die bisher beschriebenen gleichförmigen Peridermüberzüge an bestimmten, nachher näher zu bezeichnenden Stellen unterbrochen durch in sie gleichsam eingesetzte und ihnen angehörige Körper, welche De Candolle mit dem Namen Lenticellen, du Petit-Thouars bezeichnender Rindenporen genannt hat. Nur bei relativ wenigen, mit regelmässig wiederholter Ringelborkenbildung versehenen Gehölzen sind Lenticellen bis jetzt vergeblich gesucht wor-

---

1) v. Mohl, l. c.

2) v. Mohl, Unters. üb. d. Lenticellen. Verm. Schr. p. 233; auch 229. — A. Trécul, Cpts. rendus, T. 73, p. 15. — E. Stahl, Entwicklg. u. Anatomie d. Lenticellen. Diss. u. Bot. Ztg. 1873. — G. Haberlandt, Beitr. z. Kenntn. d. Lenticellen. Wiener Acad. Sitzgsber. Bd. 72 (1875).

den: Vitis vinifera, Lonicera italica, periclymenum, Tecoma radicans, Clematis-Arten, Philadelphus-, Deutzia spec., Rubus odoratus; wogegen sie bei andern, den genannten theils systematisch nahe verwandten, theils in Wuchs, Lebensweise und Borkenbildung mit ihnen übereinstimmenden Pflanzen auftreten, wie bei den nicht kletternden Loniceren, Solanum Dulcamara mit Ringelborke: Ampelopsis, Periploca, Wistaria sinensis u. a.

Die Species, welche überhaupt Lenticellen bilden, besitzen diese sowohl am Stamm und seinen Verzweigungen als an den Wurzeln.

Ihrem Bau nach (vgl. Fig. 221, auch unten Fig. 222 u. 223) kann man die Lenticelle für die meisten Fälle zutreffend bezeichnen als eine örtliche, biconvexe, oft sowohl über die Oberfläche als nach innen vorspringende Anschwellung des Periderms, welche sich vor dem übrigen auszeichnet durch luftführende enge

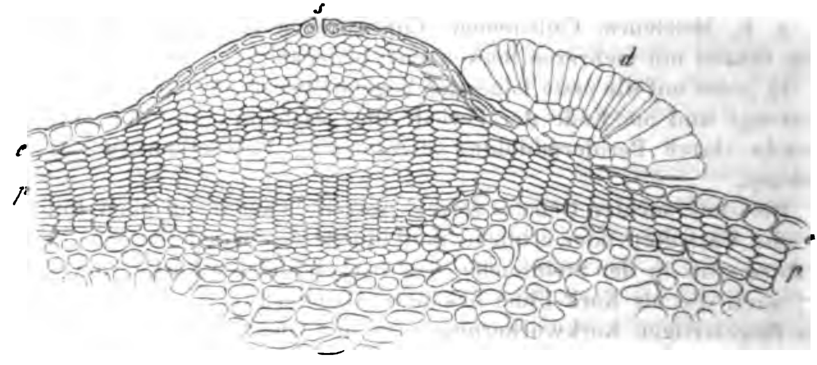


Fig. 221.

Intercellularräume zwischen den abgerundeten Kanten ihrer Kork-, Phelloderm- und Meristemzellen. Vermittelst jener stehen, wie experimentell nachzuweisen ist, die intercellularen Lufträume des Rindenparenchyms zur Zeit activer Vegetation mit der umgebenden Luft in offener Verbindung; während der Vegetationsruhe kann diese Verbindung durch eine wenigschichtige gewöhnliche Korkhaut unterbrochen werden.

Eingehendere Untersuchung zeigt in der ausgebildeten Lenticelle eine an die des angrenzenden Periderms sich anschliessende phellogene Meristemschicht, welche, soweit sie der Lenticelle angehört, entweder in der gleichen Fläche liegt, wie die ringsum befindliche, oder nach innen, oder seltener nach aussen (z. B. alte Lenticelle von Ginkgo) ausgebuchtet ist. Ihre Zellen sind der des umgebenden Periderms entweder annähernd gleich gestaltet oder, nicht selten, in tangentialer Richtung schmäler. Einmal vorhanden verhält sich die Meristemschicht der Lenticellen bezüglich ihrer Gewebeproduction ähnlich dem übrigen phellogenen Meristem. Sie bildet immer gleich diesem nach innen zu

Fig. 221. Querschnitt durch die Rindenoberfläche eines jährigen Triebs von Betula alba (145). *e*, *e* Epidermis. *s* Spaltöffnung. *d* Drüsenschuppe. *p*–*p* Oberflächen-Periderm mit unter der Spaltöffnung eingeschalteter Lenticelle. In dieser zwei derbere, dichtere Tangentialstreifen sichtbar; die engen lufthaltigen Intercellularräume aber, der schwachen Vergrösserung halber, in dem ganzen innern Theil nicht gezeichnet.

Phelloderm, und zwar in ausgiebigem Maasse — bis zu 40 Zellen in jeder Radialreihe stark z. B. bei alten Lenticellen von Ginkgo. Auf der Aussenfläche werden, nach Art der Korkzellen und wie diese in radiale Reihen geordnet, erstlich und hauptsächlich die von Stahl als Füllzellen der Lenticelle bezeichneten Elemente gebildet: ohngefähr isodiametrische, in ihrer Form ähnlich den Korkzellen nach Species verschiedene Zellen mit dünner farbloser Membran, welche lange Zeit hindurch Cellulosereaction zeigt, erst mit dem spätern Alter sich bräunt (verkorkt?), im übrigen keine Structureigenthümlichkeiten erkennen lässt; und mit persistirendem, farblosem, einen Zellkern und manchmal kleine Mengen Amylum enthaltendem Protoplasma-Wandbeleg, welcher ebenfalls farblosen Zellsaft umschliesst. Eine bemerkenswerthe, nicht hinreichend untersuchte Eigenthümlichkeit der Füllzellen, zumal jüngerer, ist ihre Hygroskopicität, wenn dieser Ausdruck erlaubt ist, d. h. ihre Neigung, Wasser aufzunehmen und hierdurch anzuschwellen. Die oft auffallende wulstige Schwellung der Lenticellen am lebenden Baum bei nasser Witterung hat hierin ihren Grund; und es ist ferner bekannt,[1] dass nach Eintauchung in Wasser das jüngere Füllgewebe zu einer weissen Masse anschwillt, welche aus der berstenden Umgebung vorquillt, in Lappen und Fragmente unregelmässig zerklüftet wird und schliesslich an der Oberfläche in die einzelnen, abgerundeten Zellen zerfällt. Es tritt hierbei, wenigstens in manchen Fällen, eine dauernde erhebliche Grössenzunahme der Zellen, zumal in radialer Richtung ein; die rundlich-isodiametrischen Füllzellen von Sambucus nigra z. B. strecken sich zu radial gestellten Cylindern, welche bis 4 mal länger als breit werden.

In den nachher näher zu besprechenden Fällen der Lenticellenbildung unter Spaltöffnungen weichen die erstentstandenen, oberflächlichsten Füllzellen von den beschriebenen dadurch ab, dass sie unregelmässig, nicht in radiale Reihen geordnet sind.

Gleich dem der Lenticelle angehörenden Phelloderm sind die Füllzellen an ihren radialen Kanten abgerundet und zwischen diesen befinden sich luftführende, die oben erwähnte Communication der Rinden-Intercellularräume mit der umgebenden Luft vermittelnde Interstitien. Die Abrundung ist entweder auf die schmalen Kanten beschränkt, die übrigen Wandflächen eben und miteinander in fester Verbindung (z. B. Ginkgo, Sambucus, Lonicera); oder die Wände sind auf dem grössten Theil der Fläche abgerundet, die Zellen daher nur in losem Zusammenhang, sie bilden, zumal trocken, eine lockre, pulverige Masse, z. B. Prunus avium, Pirus malus, Robinia, Betula, Aesculus, Gleditschia. In letzterm Falle wird die Füllzellmasse dadurch zusammengehalten, dass immer mit einigen lockeren Füllzelllagen abwechselnd einige Lagen platter, untereinander und mit den angrenzenden lockern fest, aber nicht lückenlos verbundener Zellen gebildet werden.

In der ebenfalls pulverig lockeren Füllmasse von Quercus Suber fand ich diese Einrichtung nicht, der Zusammenhalt kommt hier dadurch zu Stande, dass die ganze Lenticelle in die zähe feste Korkmasse eingeschlossen und hierdurch vor dem Zerfallen geschützt ist, wie unten noch deutlicher werden wird.

---

1) De Candolle, Ann. sc. nat. 1826, VII, p. 5. — v. Mohl, Flora 1832, Verm. Schriften, p. 229. — Unger, Flora 1836, 577 ff.

Die festeren Lagen in den lockeren Lenticellen treten unabhängig von den Grenzen der Vegetationsperioden auf; Fig. 221 zeigt deren z. B. zwei in einer vom diesjährigen Birkentriebe am 5. Juni entnommenen Lenticelle. Bei ältern Lenticellen aber, auch bei denen mit fester Füllung, tritt bei manchen Bäumen am Schlusse jeder Vegetationsperiode über ihre ganze Fläche die Bildung einer lückenlosen Korkschicht ein; im Beginn der nächsten Vegetationsperiode werden dann wieder Füllzellen von der Meristemschicht aus nachgeschoben. Wo eine solche Korkschicht am Schlusse jeder Vegetationsperiode auftritt (z. B. Ginkgo), bezeichnet sie die Grenzen jährlicher Zuwachszonen.

Durch die lückenlosen Korkschichten wird ein Verschluss der innen befindlichen luftführenden Intercellularräume bewirkt; jene sind daher »Verschlussschichten«. Der Verschluss ist aber ein temporärer, indem die successiven Korkschichten durch die nachgeschobene Füllung wieder gesprengt werden.

Bei den eine herbstliche Verschlussschicht bildenden Bäumen ist diese, nach Stahl, schon vor der Zeit des Laubabfalls vorhanden. Der Nachschub von Füllzellen unter ihr beginnt mit der nächsten Vegetationsperiode, muss aber nicht sofortige Sprengung und Oeffnung der Luftcommunication zur Folge haben, da diese selbstverständlich von dem Verhältniss zwischen dem durch den Nachschub ausgeübten Drucke und dem durch die Verschlussschicht geleisteten Widerstande abhängt. Thatsächlich tritt dieselbe, nach Haberlandt's Versuchen[1] zu urtheilen, gewöhnlich erst nach völliger Belaubung der Gehölze oder selbst nach abgelaufener Blüthezeit solcher, welche nach Belaubung blühen, ein, wenngleich nach des Autors eigenem Urtheil aus diesen Versuchen allein kein sicherer Schluss gezogen werden kann, vielmehr genauere Aufschlüsse durch anatomische Untersuchungen gesucht werden müssen.

Die jeweils äussersten Lagen der Lenticelle erfahren, in dem Maasse als Dickenzuwachs und Nachschub vom Phellogen aus fortschreiten, die gleichen passiven Veränderungen wie die Korkschichten: Vertrocknen und allmähliche Verwitterung.

Die Productivität der Phellogenschicht in einer Lenticelle ist, zumal in centrifugaler (der Succession der Theilungswände nach centripetaler) Richtung in der Regel eine grössere als ausserhalb der Lenticellen, diese ragen daher als convexe Körper über die umgebende Peridermfläche vor. Nur bei solchen Gehölzen welche, wie Ulmus, Liquidambar, Evonymus europaeus, Acer campestre flügelartig vorspringende Korkwucherungen bilden, tritt in gewissem Sinne das Umgekehrte ein, die Lenticellen liegen in den Vertiefungen zwischen jenen Flügeln. Bei den dicken Korküberzügen von Quercus Suber, deren Unebenheiten der Hauptsache nach durch mechanisches Einreissen zu Stande kommen, treten die Lenticellen gleichfalls nicht über die Oberfläche; sie durchsetzen dieselben vielmehr in Form radialer, unregelmässig eingeschnürt-cylindrischer, aus lockerer beim Trocknen braun werdender Füllzellmasse bestehender Säulen, welche von der verwitternden Oberfläche bis zum Phellogen reichen und Jedem, der einen Korkstöpsel gesehen hat, als die braunpulverigen, senkrecht zu den Jahresschichten verlaufenden Streifen bekannt sind.

Eine Lenticelle, welche einem persistenten Periderm angehört, das mit dem

1) l. c. p. 16.

Dickenwachsthum des Triebes successive an Umfang zunimmt, zeigt bezüglich ihres eigenen Wachsthums in die Breite nach den Species verschiedenes Verhalten. Bei einer Anzahl Baumarten, wie Prunus avium, Betula, Abies pectinata, Tamarix indica nimmt jede Lenticelle in anscheinend ohngefähr demselben Maasse an Breite zu wie der Umfang des Triebes. Auf alten Stämmen oder Aesten sieht man die Lenticellen als grosse quergestellte Ringabschnitte. Wenn auch genaue Messungen fehlen, so kann doch für diese Fälle mit annähernder Genauigkeit ausgesagt werden, dass der Phellogenabschnitt der Lenticelle dem Dilatationswachsthum in derselben Weise, wie für das übrige Periderma bekannt ist, folgt und andauernd Lenticellengewebe bildet.

In andern Fällen, z. B. Fraxinus excelsior, Ornus, Ailantus, Quercus Suber, nehmen die Lenticellen mit den Jahren an Breite wenig oder nicht zu, oder selbst ab. In einer dritten Reihe endlich, z. B. bei Pirus malus, Rhamnus Frangula, Broussonetia, Tsuga canadensis, auch Quercus Suber kann eine Lenticelle in mehrere kleinere, durch dichtes Periderm getrennte zerlegt werden. Letzterer Fall kann nur dadurch zu Stande kommen, dass an bestimmten Stellen des Lenticellenphellogens von einem bestimmten Zeitpunkte (wohl immer dem der herbstlichen Korkschichtbildung) an statt Füllgewebe nur Kork gebildet wird. Der gleiche Process muss von der Peripherie gegen die Mitte der Lenticelle fortschreitend stattfinden, wenn diese an Flächengrösse abnimmt. Bei Gleichbleiben oder geringer Zunahme letzterer ist es fraglich, ob der soeben genannte Vorgang, in dem Maasse als das Phellogen der Lenticelle dilatirt wird, statt hat; oder ob, was minder wahrscheinlich ist, dieses letztere an der gesammten Dilatation der Rinde keinen oder einen geringern Antheil hat als das Periderm ausserhalb der Lenticellen.

Nach dem Gesagten kann sich die absolute Grösse der Lenticellen bei dem gleichen Individuum mit dem Alter beträchtlich ändern, der Querdurchmesser bei sehr lange mitwachsenden die Grösse von 1 Cm. und mehr erreichen. Die ursprüngliche und bei den wenig in die Breite wachsenden bleibende Flächengrösse mag auf durchschnittlich ohngefähr 1^{mm} anzugeben sein. Bei rasch abgestossenen Peridermen, z. B. dem der Platane kommen erheblich kleinere, mit blossem Auge kaum deutlich unterscheidbare Lenticellen vor.

Die Entstehung der Lenticellen zeigt bezüglich des Ortes und des Modus ihrer Bildung Verschiedenheiten nach der Lage des Periderms, welchem sie angehören.

Wo der Sitz der ersten Peridermbildung die Epidermis oder die subepidermale, oder wie bei oben genannten Leguminosen eine wenig tiefere Parenchymschicht ist, entstehen die Lenticellen unter den Spaltöffnungen, und zwar eine unter einer Spaltöffnung, wenn diese wenig zahlreich, und gleichförmig zerstreut stehen, z. B. Sambucus nigra, Prunus Cerasus, Ligustrum vulgare, Syringa persica, Salix fragilis, Rhus typhinum, Fraxinus Ornus, Robinia pseudacacia u. v. a; — oder, bei gruppenweiser Zusammenstellung der Stomata eine Lenticelle unter jeder Gruppe, z. B. Populus-Arten, Juglans regia, Hedera Regnoriana; die Spaltöffnung, unter der die Lenticelle angelegt wurde, steht nach vorgeschrittenerer Entwickelung dieser über deren Mitte, andere benachbarte können im Umkreis stehen; z. B. Evonymus europaeus, Persica vulgaris, Cornus sanguinea.

Auch bei minder zahlreichen Spaltöffnungen kann übrigens ein Theil dieser an der Lenticellenbildung unbetheiligt bleiben, wie besonders an den unten zu besprechenden horizontalen Trieben hervortritt, bei welchen die Zahl der Lenticellen auf der Oberseite kleiner als auf der Unterseite ist. Die Spaltöffnungen sind hier in den untersuchten Fällen auf beiden Seiten gleich zahlreich und jedenfalls auf der obern an dem gleichen Flächenstück immer zahlreicher als die Lenticellen.

Die Lenticellenbildung unter Spaltöffnungen beginnt mit Wachsthum und Theilungen der an diesen Orten gelegenen Parenchymzellen. (Fig. 222, 223, vgl. auch Fig. 221, p. 576.) Die Theilungen geschehen zunächst wechselnd nach verschiedenen Richtungen. Ihre Producte, oder wohl auch noch ungetheilte Zellen wachsen vorwiegend in senkrecht gegen die Epidermis gehender Richtung; ihre Kanten runden sich ab, der ursprüngliche Chlorophyllinhalt schwindet, die Zellen erhalten die Eigenschaften zarter farbloser Füllzellen. Die gleichen Veränderungen erstrecken sich nun von dem ursprünglichen Ausgangsorte weiter in den Umkreis und in die Tiefe. In dem Maasse als dies geschieht, nehmen die ferneren Theilungswände bald mehr regelmässige und gleichmässige tangentiale Stellung an, derart dass zuletzt die früher besprochene, meist nach innen concave, phellogene Meristemschicht auftritt. Die ausserhalb dieser gelegene Füllzellmasse, in welcher die Theilungen bald aufhören, wird in Folge eigenen Wachsthums und dauernden phellogenen Nachschubs

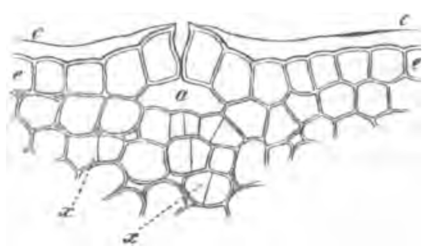


Fig. 222.

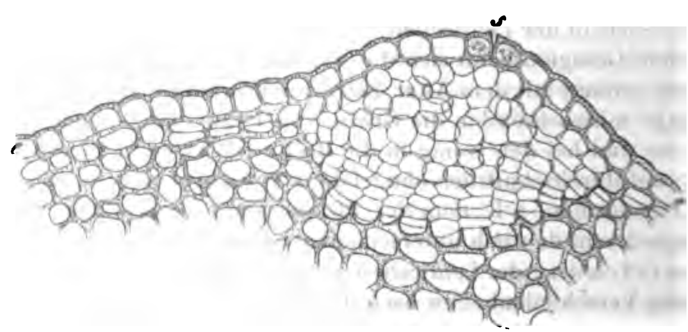


Fig. 223.

Fig. 222. Querschnitt durch ein junges Zweiginternodium von Betula alba (375). e—e Epidermis; a Athemhöhle unter einer Spaltöffnung. c die von e durch eine (mittelst Alkohol entfernte) Secretschicht bis zum Spalteneingang abgehobene Cuticula. Bei x erste Anfänge der Theilungen, welche das Füllgewebe anlegen.

Fig. 223. Querschnitt durch eine Lenticelle von Betula alba. Aelteres Stadium wie Fig. 222 (etwa 280). e Epidermis. s Spaltöffnung, unter dieser das Füllgewebe der Lenticelle, innen das phellogene Meristem dieser. Am Rande der Lenticelle beginnt beiderseits die Tangentialtheilung im hypodermen Parenchym, welche das Oberflächenperiderm anlegt.

mehr und mehr nach aussen gedrängt, wölbt die Epidermis erst empor, um sie schliesslich in einer durch die oder durch eine der Spaltöffnungen gehenden Längsspalte zu durchbrechen und aus dieser hervorzutreten. Die aus dem immer weiter klaffenden Riss getretenen Füllzellen vertrocknen alsdann sammt den ihnen anhängenden Epidermisfetzen; sie sind die oben erwähnten, nicht radial geordneten, den spaltöffnungsständigen Lenticellen eigenthümlichen Elemente der Füllmasse.

Der Beginn der Lenticellenbildung hebt an dem jungen Trieb in der Regel schon früh an, vor vollendeter Längsstreckung und vor der übrigen Peridermbildung. Letztere geht vielmehr der Regel nach von den Rändern der Lenticellen aus, sobald sich in diesen ihre Phellogenschicht gebildet hat, und setzt sich von da aus über die Trieboberfläche fort. Ausnahmen hiervon sind selten und anscheinend nur individuell[1]). Allerdings folgen beide Vorgänge einander oft unmittelbar, so dass man ohne grossen Fehler von gleichzeitigem Auftreten von Periderm und Lenticellen reden kann. An Trieben mit langlebiger Epidermis dagegen (Sophora japonica, Rosa canina, Negundo, Acer striatum) erscheinen die Lenticellen schon im ersten Jahre, also lange vor der Weiterverbreitung des Periderms.

Es ist selbstverständlich, dass, je nachdem die Peridermanlegung in oder unter der Epidermis erfolgt, einzelne Verschiedenheiten bezüglich der beschriebenen Verhältnisse, zumal des Anschlusses der Phellogenabschnitte aneinander stattfinden. Für dieselben sei auf Stahl's Arbeit verwiesen.

In den Oberflächenperidermen werden soviel bekannt alle ursprünglichen Lenticellen in der beschriebenen Weise unter Spaltöffnungen gebildet.

Unabhängig von Spaltöffnungen tritt zweitens die Lenticellenbildung an in Entstehung begriffenen oder schon älteren Peridermen ein, indem, wie kurz gesagt werden kann, die phellogene Meristemschicht an circumscripten Stellen anstatt gewöhnlichen Periderms Lenticellengewebe erzeugt. Beginnt dieses, nachdem schon Korkschichten vorhanden sind, so werden letztere durch die wachsende Lenticelle gesprengt. Eine nähere Beschreibung dieser Vorgänge ist nach dem oben Angegebenen überflüssig; für einige Specialfälle, auch für die nicht streng hierhergehörige eigenthümliche Lenticellenbildung in den Blattinsertionsstellen bei Abies pectinata, sei wiederum auf Stahl's Arbeit verwiesen.

Von Spaltöffnungen unabhängige Lenticellen entstehen (mit selbstverständlicher Ausnahme der überhaupt lenticellenlosen Pflanzen) auf den inneren Peridermen, sowohl den erstgebildeten als den wiederholten, zugleich mit der Anlegung der übrigen Peridermschicht.

Nach Stahl's Beobachtungen an Pirus Malus und nach Haberlandt's unten zu erwähnenden Zählungen können sie aber auch auf älteren, länger in Wachsthum begriffenen, sowohl oberflächlich als endogen entstandenen, zwischen den erstvorhandenen successive neu gebildet werden.

Letztere Neubildungen vermehren die Zahl der Lenticellen eines der Dilatation folgenden Periderms. Die auf wiederholten Peridermen auftretenden

---

1) Siehe Stahl, l. c. 28.

ersetzen diejenigen Lenticellen, welche durch die Borkeabscheidung verloren gehen. Wird die Borke in Schuppen abgestossen, wie bei Platanus, Pirus malus, so erscheinen die neuen auf der durch die Abstossung blossgelegten Fläche. Bei Bäumen mit längsrissiger haftender Borke, wie Robinia, Prunus domestica, Populus-Arten, Ginkgo, liegen die lebenden Lenticellen im Grunde der Längsfurchen. Die ersten Rindenrisse gehen durch die erstgebildeten Lenticellen selbst und bewirken für diese die bezeichnete Stellung; neue entstehen dann in den durch späteres Einreissen im Grunde der Furchen successive entblössten Peridermschichten. Nach den wenigen vorhandenen Zählungen und nach Schätzung nimmt die Zahl der auf dem gleichen Querabschnitt befindlichen Lenticellen mit der Dilatation stetig zu, wenigstens bei vielen Bäumen; und wahrscheinlich wohl in um so höherem Maasse, je geringer das Dilatationswachsthum der einzelnen Lenticelle ist.

Die Vertheilung der Lenticellen an einem Triebe richtet sich, den bisher besprochenen Thatsachen zufolge, im Allgemeinen nach der der Spaltöffnungen, dem Bau der älteren Rindenoberfläche, Borkeform u. s. w. Hierzu kommt noch eine von allen diesen Verhältnissen unabhängige Erscheinung, nämlich dass die Vertheilung zwar an aufrechten Trieben ringsum gleichförmig ist, an horizontal gewachsenen aber die Oberseite weniger Lenticellen hat als die Unterseite. Der Unterschied zwischen beiden Seiten ist verschieden je nach den Species und je nach dem Alter der Triebe eines Baumes; in letzterer Beziehung derart, dass er in der Jugend am grössten ist und sich mit fortschreitendem Dickenwachsthum mehr und mehr ausgleicht. Von den von Haberlandt hierfür bei einer Anzahl Baumspecies (Gleditschia-Arten, Tilia, Ulmus campestris) gefundenen Zahlen seien hier einige, zugleich um die successive Vermehrung der Gesammtmenge der Lenticellen zu veranschaulichen, mitgetheilt; die Zahl der Oberseite als Zähler, die der Unterseite als Nenner eines Bruches geschrieben.

20^{cm} langes Zweigstück von

Gleditschia triacanthos:	1jährig: $\frac{73}{210}$;	3—5jähr.: $\frac{110}{241}$;	10—15jähr.: $\frac{150}{290}$,
Ulmus campestris:	- $\frac{55}{70}$;	- $\frac{66}{78}$;	- $\frac{95}{96}$.

Capitel XVI.

Anomaler Dickenzuwachs bei Dicotyledonen und Gymnospermen.

§ 180. Das secundäre Dickenwachsthum von Stamm und Wurzel ist bei einer Anzahl Dicotyledonen und Gymnospermen von demjenigen verschieden, welches nach seinem Vorkommen bei der überwiegenden Mehrzahl das normale heisst; es wird daher anomal genannt.

Den Anomalien können erstlich schon jene nicht seltenen Fälle zugerechnet werden, wo in Folge stark excentrischen Wachsthums des Holzkörpers, bei

ringsum annähernd gleichstarkem Rindenzuwachs, Stamm oder Wurzel Formen erhalten, welche von den gewöhnlichen annähernd conischen oder cylindrischen erheblich abweichen; wo aber die übrigen Verhältnisse die normalen sind. Hierher gehört als exquisiter Fall der von Schacht [1]) beschriebene aufrechte Stamm von Heritiera Fomes, welcher, soweit die Beschreibung ein Urtheil gestattet, in sonst normaler Weise, anfänglich ringsum gleichmässig, dann aber ganz vorwiegend an zwei einander gegenüberliegenden Kanten in die Dicke wächst, so dass er die Gestalt eines z. B. bei $1^1/_2$ Fuss Breite nur 1 Zoll dicken Brettes erhält. In sehr auffallender Form treten solche Erscheinungen auf bei Lianenstämmen: Cissus-, Piper-Arten mit bandförmigem Stamme [2]); Cassia quinquangulata [3]) mit tief fünf- und mehrlappigem Stammquerschnitt, dessen Vorsprünge vor den Blattorthostichen stehen; Lantana spec. [4]) mit vier durch tiefe Furchen getrennten Längsvorsprüngen, welche regelmässig mit den Blattinsertionen alterniren u. a. m. Bei genannten Lianen tritt im Alter oft eine Spaltung des ganzen Stammes in den Furchen ein. Wiederum hierher gehörige, minder regelmässige Ungleichheiten finden sich nicht selten bei Wurzeln, charakteristisch z. B. bei der von Ononis spinosa, welche Wigand [5]) beschreibt. Alle diese Erscheinungen stellen in anatomischer Beziehung nur exquisite Fälle der allgemein verbreiteten Erscheinung excentrisch-ungleicher Ausbildung der Holzschichten dar, welche den angeführten Beispielen als specifische Eigenthümlichkeit zukommt, während sie bei anderen Gewächsen als individuelle oder durch nachweisbare physiologische Ursachen hervorgerufene Erscheinung eintreten kann. Sie sind daher hier, unter Verweisung auf § 138 und 140, von der weiteren Betrachtung auszuschliessen.

§ 181. Gegenstand besonderer anatomischer Betrachtung sind vielmehr diejenigen Wachsthumsanomalien, welche durch andere Anordnung der das Wachsthum unterhaltenden Initialschichten, andere Vertheilung der Gewebe, besondere Dilatationserscheinungen von den normalen Fällen verschieden sind. Es ist von vornherein festzuhalten, dass auch die zu besprechenden Anomalien von den gewöhnlichen, zumeist ganz nach dem normalen Dicotyledonentypus gebauten Anfängen ausgehen; dass es sich auch bei ihnen handelt um Neubildung von secundärem Holz und secundärem Baste, welche sich aus denselben Gewebearten wie die normalen aufbauen; dass die Bildung jener von Folgemeristemen und Cambiumschichten ausgeht, welche sich, wenn einmal vorhanden, den normalen im Wesentlichen gleich oder sehr ähnlich verhalten; und dass endlich die den cambiogenen Zuwachs begleitenden Erscheinungen, wie Dilatation, Peridermbildung u. s. w., an und für sich ebenfalls denen der normalen Fälle gleich sind. Es werden daher auch dieselben Benennungen angewendet werden, und zwar in demselben Sinne, wie in den vorstehenden Paragraphen, soweit nicht besondere Modificationen durch besondere Ausdrücke angegeben sind.

Die zu betrachtenden Verhältnisse sind von einander und von den normalen qualitativ und quantitativ in sehr ungleichem Grade verschieden, untereinander

---

1) Lehrb. I, p. 344.
2) Crüger, Bot. Ztg. 1850, 121.
3) Crüger, ibid. 1851, 469.
4) Fr. Müller, Bot. Ztg. 1866.
5) Flora, 1856, p. 672.

und mit normalen durch mancherlei Uebergänge verbunden. Sieht man von letzteren ab, so handelt es sich um folgende Haupterscheinungen.

1. Anomale Vertheilung der Gewebe in Holz- und Bastzone, bei normal angelegtem, normal orientirtem, und dauernd normal thätigem Cambium: § 182—186.

2. Anomale Anlegung und Stellung von Cambium, Holz und Bast; und zwar:

a) Ausser dem normalen Cambiumring tritt ein zweiter, ihm concentrischer an der Innengrenze des Holzrings auf: § 187.

b) Anstatt des einen normalen Cambiumringes im Bündelring treten um die primären Gefässbündel mehrere getrennte Cambien nebeneinander auf, sei es je um ein Gefässbündel, sei es je um eine Gefässbündelgruppe eines. Ihre Stellung zwischen Gefäss- und Siebtheil des oder der Bündel und die Anordnung der secundären Holz- und Bastproduction in Beziehung auf diese sind den normalen gleich: § 188, 189, selten umgekehrt: § 190. Ihre Productivität ist (im Vergleich zu c)) dauernd. Man kann sie, zum Unterschied von dem normalen allgemeinen, partielle Cambien nennen, die aus ihnen hervorgehenden secundären Zuwachsringe resp. Zonen partielle Zuwachs- resp. Holz- und Bastringe im Gegensatz zu dem normalen allgemeinen Ring. Der Kürze halber wird oft schlechtweg vom Holzring geredet, wenn der gesammte Ring gemeint ist.

c) Erneuerte Zuwachszonen. Der Dickenzuwachs beginnt normal, bleibt dann stehen, wird fortgesetzt durch eine neue Cambiumzone, welche ausserhalb der ersten im Parenchym aus Folgemeristem entsteht, und diese sowohl wie eine unbestimmte Anzahl folgender kann sich der ersten gleich verhalten und gleich dieser durch eine neue ersetzt werden. Die successiven Zonen resp. Cambien sind annähernd concentrisch und entstehen in centrifugaler Folge; ihre Anordnung und Productivität, so lange sie dauert, sind normal. § 191.

d) Extrafasciculares Cambium: die Cambiumzone geht nicht gleich der normalen durch den primären Bündelring, sondern liegt ganz ausserhalb desselben; die Anordnung der Producte ihrer Thätigkeit ist von der normalen verschieden: § 192 und 196.

3. Anomale Dilatation des inneren alten dem Holzkörper angehörenden Parenchyms, meist verbunden mit Auftreten neuer, aus Folgemeristem hervorgehender intercalarer Holz-, Bast- und Cambiumzonen: § 193, 194.

Alle diese Haupterscheinungen zeigen nicht nur vielfach gegenseitige Annäherungen, sondern kommen auch mannichfaltig miteinander combinirt vor. Die nachstehende Darstellung der concreten Fälle ist allerdings möglichst nach ihnen geordnet, kann aber nicht streng nach ihnen eingetheilt werden, wenn sie nicht alle Anschaulichkeit aufgeben und endlose Wiederholungen bringen soll. Die bei den einzelnen Rubriken angegebenen Paragraphen bezeichnen meist nur diejenigen Stellen, wo die hauptsächlichsten Beispiele für dieselben zu finden sind.

Die Consequenzen des Dickenzuwachses bezüglich der Veränderungen der peripherischen Theile, Dilatation, Verschiebungen, nachträgliche Metamorphosen in der Rinde, Peridermbildungen sind bei den anomalen Stämmen im

Allgemeinen die gleichen und in gleicher Weise variirt wie beim normalen Secundärzuwachs. Im Einzelnen sind sie noch wenig untersucht. Sie werden daher in Nachstehendem nur gelegentlich und kurz berücksichtigt werden.

Wo sich Cambium, Holz- und Baststränge aus Folgemeristem entwickeln, entsteht dieses immer durch Theilung von Parenchymzellen, diese sind wie gewöhnlich meist relativ kurz, jene genannten Gewebe aber aus langgestreckten Elementen aufgebaut. Jene Neubildungen müssen daher Verschiebung und Verdrängung der vorhandenen Gewebe zur Folge haben. Mit Ausnahme des einen, von Radlkofer, Nägeli und Eichler untersuchten und discutirten, unten zu erwähnenden Falles von Cocculus palmatus sind über diese Erscheinungen genauere Beobachtungen nicht angestellt.

Wie fast alle anatomischen Eigenthümlichkeiten sind auch die Anomalien des secundären Dickenwachsthums theils augenscheinliche Anpassungserscheinungen, zum Theil selbst aus mechanischen Ursachen direct zu erklären; anderntheils unerklärte, als vererbt zu betrachtende anatomische Charaktere. In die erste Kategorie gehören die Anomalien der windenden und kletternden Lianenstämme aus den verschiedensten Familien, deren nicht kletternde Angehörigen normales Wachsthum besitzen, wie den Bignoniaceen, Sapindaceen, Leguminosen, Malpighiaceen und anderen unten zu nennenden. Die Lianen aus einzelnen Familien, zumal den Sapindaceen, zeigen, grösstentheils wenigstens, ganz besondere Eigenthümlichkeiten. Andrerseits tritt mehrfach eine merkwürdige Uebereinstimmung hervor zwischen solchen, welche möglichst differenten Familien zugehören, wie z. B. Menispermum und Gnetum, Bignonia und einzelnen Apocyneen u. a. m. — In die zweite Kategorie der unerklärten anatomischen Charactere gehören die für Chenopodiaceen und Verwandte, für Strychnos, Avicennia u. v. a. zu beschreibenden Erscheinungen. Es genügt wohl, hierauf kurz hinzuweisen und weitere Betrachtungen so lange zu unterlassen, als nicht exacte Untersuchungen über die Einzelfälle vorliegen.

§ 182. Als erster und einfachster Fall anomaler Vertheilung der Gewebe bei normalem Cambium ist das Verhalten zu nennen, dass die Holzproduction seitens des letztern längsstreifenweise ungleich, an den dabei benachtheiligten Streifen aber die Bastproduction um so ausgiebiger ist. Der Holzkörper erscheint daher für sich allein in bestimmter Form excentrisch ungleich, oder gefurcht, im Querschnitt eingeschnitten gelappt. Die Excentricität wird aber ausgeglichen, die Furchen ausgefüllt durch entsprechend mächtige und entsprechend gestaltete Bastmassen, die Gesammtform des Stammes oder der Wurzel ist der des Holzkörpers unähnlich. Abgesehen von Fällen ganz leichter Ungleichheiten gehört zunächst hierher die Wurzel von Polygala Senega,[1]) in welcher in der Regel der Holzkörper nur nach der einen, der Bastkörper nur nach der andern ohngefähren Längshälfte stark in die Dicke wächst. Ersterer erhält im Querschnitt die Form eines mit der Peripherie nach seiner geförderten Seite gekehrten Halbkreises oder eines Kreises mit breitem Ausschnitt an der benachtheiligten Seite. Der Querschnitt der Rinde stellt um die geförderte Holzhälfte einen schmalen Ringabschnitt dar, an der andern Seite

1) Walpers, Bot. Ztg. 1851, p. 297. — Wigand, in Flora l. c. Abbildungen in Wigand, Pharmacognosie, u. Berg, Bot. Ztg. 1857, Taf. I; Atlas, Taf. VIII.

einen grossen Ellipsenabschnitt. An der getrockneten Wurzel springt der geförderte Rindenstreif in Form des bekannten Kiels vor.

§ 183. In weit charakteristischerer Form treten die in Rede stehenden Ungleichheiten auf in den mit tief gefurchtem Holzkörper und in die Furchen einspringenden Bastplatten versehenen Stämmen von Lianen: Bignoniaceen, Phytocrene und anderen unten zu nennenden.

Bei den rankenden Bignoniaceen[1]), Fig. 224—226, beginnt der secundäre Holz- und Bastzuwachs, ausgehend von einem normalen Cambiumring, mit der Bildung einer ringsum gleich dicken, also ebenfalls ringförmigen Holz- und Bastzone von normalem Bau. Letztere wird gegen die primäre Aussenrinde durch eine unterbrochene Faserbündelzone abgegrenzt. In jedem Internodium

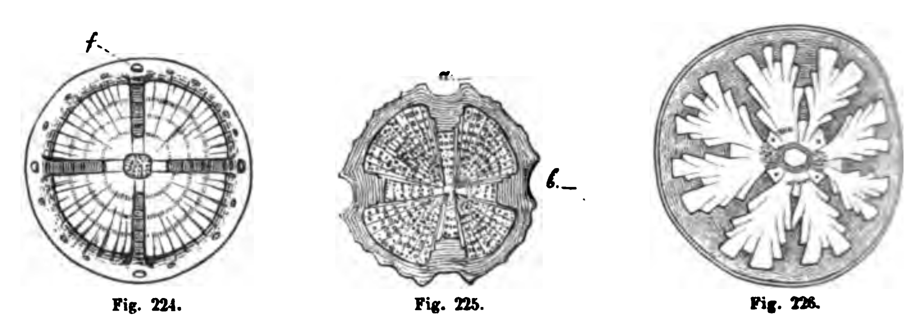


Fig. 224. Fig. 225. Fig. 226.

sind vier Bündel dieser Zone (*f*) von Anfang grösser als die übrigen. Sie liegen, nach Crüger immer, in vier mit den Blattorthostichen regelmässig alternirenden, auf das gerade gedachte Internodium bezogen senkrechten Ebenen, im Querschnitt also kreuzweise geordnet.

Schon mit Beginn des secundären Dickenzuwachses bleibt nun, in dem vor den vier grossen kreuzständigen Faserbündeln gelegenen Längsstreifen, der Zuwachs des Holzkörpers hinter dem seines übrigen Umfangs zurück, in der

Fig. 224. Anisostichus capreolata Bur. Querschnitt durch einen vierjährigen Ast, dreimal vergr. Die Jahresringe und Markstrahlen im Holzkörper durch Radialstreifen, Bastschicht und Bastplatten durch concentrische Striche angegeben. Die länglichen Figuren in der peripherischen Rinde und die dunkeln Striche in dieser und den vier Platten deuten die Faserstränge an; *f* die vier grösseren dieser. Das Mark punktirt.

Fig. 225. Querschnitt durch einen unbestimmten Bignoniaceenstamm, (Pleonotoma? aus Schleiden, Grundz.; nat. Gr.

Fig. 226. Melloa populifolia Bur. (Bignonia No. 17, Fr. Müller, Bot. Ztg. 1866). Querschnitt durch einen Ast, zweimal vergr. Rinde und Rindenplatten schraffirt, Holz weiss gelassen. Die vier ersten zurückgebliebenen Holzstreifen mit · bezeichnet, Markscheide radial gestreift, Mark weiss. Die punktirten Stellen rings um die Markscheide sind grosse Parenchyminseln, deren Dilatation später das Holz zerklüftet und sprengt.

1) Gaudichaud, Recherches etc. sur l'organographie etc. des végétaux. (Mém. presentées à l' Acad. des sciences Tom. VIII.) Paris 1841. Idem in Archives de botanique II 1833. — A. de Jussieu, Monogr. des Malpighiacées. Archives du Muséum T. III. (1843). — Mettenius in Linnaea Bd. 19 (1847). — Schleiden, Grundzüge, 3. Aufl. II, 165. — Crüger, Bot. Ztg. 1850, p. 101. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1855, p. 875. — Bureau, Monogr. des Bignoniacees. Paris 1864, p. 120. — Id. im Bullet. soc. bot. de France, 1872, p. 14. — F. Müller, Bot. Ztg. 1866, p. 65.

Production von secundärem Baste findet das umgekehrte Verhältniss statt. Während im übrigen das Holz in dem für holzige Dicotylen gewöhnlichen Maasse zunimmt und von einer relativ schmalen Bastschicht umgeben bleibt, erscheint es in den vier bezeichneten Längsstreifen erst eingebuchtet und bald durch eine von ebenen Seitenflächen begrenzte, mit fortschreitendem Dickenwachsthum an Tiefe zunehmende Furche unterbrochen, im Querschnitt vierlappig; die Furche aber wird genau ausgefüllt durch eine aussen in die ursprüngliche Rinde übergehende Bastplatte, derart, dass die cylindrische oder kantige Stammoberfläche durch das ungleiche Holzwachsthum keine wesentliche Gestaltveränderung erfährt. Die Cambiumzone umzieht einestheils die vier vorspringenden Abschnitte des Holzkörpers bis an die Ränder der Bastplatten und anderntheils die Aussenfläche der vier im Wachsthum zurückbleibenden Holzstreifen; sie bildet an beiden Orten sowohl Holz als Bast, nur in dem bezeichneten ungleichen Mengenverhältniss. An den Seitenflächen der Bastplatten, von den Rändern bis zur Innenfläche der Furchen, ist sie unterbrochen; sobald die Einbuchtungen des Holzkörpers beginnen, verlieren die Zellen am Rande dieser die cambialen Eigenschaften und nehmen die von Markstrahlenparenchym an. An jedem Rande jedes der somit getrennten acht Abschnitte der Cambiumzone bilden hinfort die diesem nächstangrenzenden Zellen nur Markstrahlenparenchym; die des Randes der vorspringenden Holzabschnitte vorwiegend in der centrifugalen Folge der Holzmarkstrahlen, die im Furchengrunde gelegenen in der centripetalen der Baststrahlen.

Die Seitenflächen jeder Bastplatte werden daher begrenzt durch einen mehr- bis vielreihigen Markstrahl, welcher in einen der Bastplatte angehörenden, centripetal wachsenden und einen dem anstossenden Holzvorsprung zugehörigen, vorwiegend centrifugal wachsenden Radialabschnitt zerfällt. In Folge der ungleichsinnigen Progression ihres Zuwachses findet zwischen beiden Radialabschnitten, mit anderen Worten zwischen den Seitenflächen der Bastplatte und den angrenzenden der Holzvorsprünge, eine stete Verschiebung statt; beide Flächen sind nicht miteinander verwachsen, auf Durchschnitten, auch frischer Internodien, erscheint zwischen beiden oft eine spaltenförmige Lücke; die Bastplatte steht nur an ihrer Aussen- und Innenseite mit der Umgebung in festem Gewebeverband. Wie schon gesagt wurde, erfolgt aber auch von den Cambiumschnitten im Furchengrunde aus ein langsamer Holzzuwachs und in dem Maasse als dieser fortschreitet, tritt eine feste Verwachsung (und meist Verholzung) der Radialabschnitte des Markstrahls ein, soweit die Holzbildung nach aussen reicht.

Der feinere Bau des Holzes zeigt bei den näher untersuchten Arten keine besonders bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten. Seine Stränge bestehen z. B. bei Bignonia (Anisostichus Bur.) capreolata[1]) aus weiten Tüpfelgefässen, engeren spiralfaserigen Tüpfelgefässen und gefässähnlichen Tracheiden, Holzfasern, paratrachealem Strangparenchym und Ersatzfasern; sie werden von zahlreichen ein- bis wenigreihigen Markstrahlen durchsetzt, zu welchen die breiten an den Grenzflächen der vier zurückbleibenden Holzabschnitte hinzukommen. Letztere Abschnitte sind bei genannter Species ausser der angegebe-

1) Vgl. Sanio, Botan. Ztg. 1868, p. 407.

nen Begrenzung von dem übrigen Holze ausgezeichnet durch ihr in Folge des Mangels oder der Spärlichkeit der weiten Tüpfelgefässe dichteres Gefüge. Anderen Arten fehlt diese Differenz zwischen den zurückbleibenden und den vorspringenden Holzstreifen. Die Gattung Clytostoma ist nach Bureau von den meisten andern durch sehr dichtes compactes Holz, mit sehr engen Gefässen ausgezeichnet. Auch die Rinde ist im Allgemeinen von normalem Bau. Der Bast besteht aus normalem Weichbast, welcher von schmalen concentrischen unterbrochenen Bastfaserzonen durchsetzt wird. Speciell in den Bastplatten sind die erstgebildeten secundären Weichbastzonen schmal, wenig dicker als die mit ihnen abwechselnden Faserzonen, die später gebildeten oft von durchschnittlich viel grösserem, übrigens wechselnd ungleichem Radialdurchmesser. Der Weichbast besteht, zumal in den Platten aus den schon im V. Capitel erwähnten, meist weiten Siebröhren, welche in der gewöhnlichen Form von zarten Cambiformzellen umgeben sind. Auch hier sind, nach Gattungen und Arten, mannichfaltige Specialdifferenzen vorhanden.

In den bisher beschriebenen Erscheinungen stimmen sämmtliche rankende und mit vier einspringenden Bastplatten versehene Bignoniaceen überein. Ausnahmsweise und als individuelle Abweichung findet sich statt der Zahl Vier die Fünfzahl. Bezüglich weiteren Verhaltens finden Verschiedenheiten statt, welche nach Bureau mit den auf Blüthen- und Fruchtbildung gegründeten Gattungsdifferenzen genau in Correlation stehen.

Die Zahl der zurückbleibenden Holzstreifen und einspringenden Bastplatten bleibt bei einer Anzahl Genera immer auf die beschriebenen Vier beschränkt. Bei zahlreichen anderen dagegen treten zu den vier primären Platten mit dem fortschreitenden Dickenwachsthum successive neue hinzu, welche sich von ihrer Entstehung an den zugehörigen primären in allen wesentlichen Punkten gleich verhalten und in den gewöhnlichen regelmässigen Fällen so geordnet sind, dass jede Bastplatte nächsthöherer Ordnung den Holzvorsprung, an welchem sie entsteht, in zwei annähernd gleiche Lappen theilt (Fig. 226). Sämmtliche Bastplatten gleicher Ordnung entstehen annähernd gleichzeitig, springen daher annähernd gleichweit nach innen vor, die successive von 4 auf 8, 16, 32 vermehrten Lappen des Holzkörpers zeigen daher regelmässige dichotome Theilung und Anordnung. In höherem Alter des Stammes können diese Verhältnisse unregelmässiger werden.

Bei manchen Gattungen hat jede einzelne Bastplatte ausschliesslich die beschriebenen Wachsthumserscheinungen, bleibt daher immer überall gleich breit. Bei anderen dagegen werden die Platten nach aussen stufenweise breiter dadurch, dass von jedem Holzvorsprung, nachdem er um ein Bestimmtes in die Dicke gewachsen, der die Bastplatte begrenzende Radialstreif seinerseits im Wachsthum zurückbleibt, während der diesem angrenzende Cambiumabschnitt eine schmale Bastplatte in der oben beschriebenen Weise bildet und der erstvorhandenen seitlich anfügt. Indem der gleiche Vorgang sich mit fortschreitendem Dickenzuwachs periodisch — vielleicht jahresschichtweise? — wiederholt, wird jede Bastplatte beiderseits nach aussen stufenartig breiter. Jeder Stufenabschnitt derselben sowohl wie der zu ihm gehörige zurückbleibende radiale Holzstreif hat die oben für die primären beschriebenen Eigenschaften. Je nach dem Einzelfall entsteht jede successive Stufenordnung zu beiden Seiten einer

Platte und sämmtlicher Platten eines Stammquerschnitts in mehr oder minder gleicher Entfernung von der Mitte, die gesammte Stufenanordnung wird hierdurch in verschiedenem Grade regelmässig oder unregelmässig. Vgl. Fig. 225, 226. —

Die beschriebene Verbreiterung der Bastplatten nach aussen ist eine bleibende, wenn die Holzabschnitte, welche die successiven Stufen begrenzen, sich bei fernerem Zuwachs derart verbreitern, dass die Grenzflächen gerade radial gestellt bleiben. (Fig. 225). Es kommt aber bei bestimmten Genera vor, dass die Holzabschnitte an den Seiten der Bastplatten beim Dickenwachsthum nicht nur in der Richtung der Radien wachsen, sondern auch in tangentialer Richtung derart successive breiter werden, dass sie sich gegen die Bastplatte drängen und diese zusammendrücken, die Elemente dieser verschiebend und zerstörend. An den successiven Stufen wiederholt sich derselbe Process, so dass ältere Platten abwechselnd breiter und durch die gleichsam in sie eingedrängten einander von beiden Seiten her oft berührenden, selbst übereinandergreifenden Stufenkanten zu ganz schmalen Streifchen zusammengedrückt sind. (Vgl. Fig. 226).

Zu diesen mannichfach variirten Erscheinungen kommen endlich im alten Stamme bei bestimmten Gattungen theils concentrische erneuerte Zuwachsringe, theils Spaltungen des ersten durch nachträgliches intercalares Wachsthum, von welchen in späteren Paragraphen die Rede sein wird.

Die Wurzeln der in Rede stehenden Pflanzen sollen nach Crüger bei vielen Arten dieselbe Lappung des Stammes mit einspringenden Bastplatten wie die Stämme haben, mit dem Unterschiede, dass Zahl und Anordnung der Lappen und Platten minder regelmässig sind. Bureau's Angaben stehen, auch für die von Crüger speciell angeführte Bign. Unguis, hiermit im Widerspruch, indem nach demselben Bastplatten nicht vorhanden sind, sondern die derben, aus Gefässen und Holzfasern bestehenden Massen des Holzkörpers nur mannichfach zerklüftet werden durch Parenchymstreifen, welche theils radial von aussen her einspringen, theils quergestellt sind und die radialen Streifen netzförmig verbinden. In den knolligen Anschwellungen der Wurzeln, welche für die Genera Glaziovia Bur. und Bignonia Bur. charakteristisch sind, ist das Parenchym massenhaft zwischen relativ kleinen Gefäss- und Fasersträngen entwickelt. Es ist hiernach also in diesen Fällen einfach der Bau parenchymreicher Wurzeln vorhanden. Auch bei 2—3jährigen Wurzelästen von An. capreolata finde ich die charakteristische Stammstructur nicht. Der Holzkörper ist im Querschnitt nur leicht undulirt, aus sklerotischen Elementen aufgebaut, mit ein bis wenigreihigen Markstrahlen; die Bastschicht schwach, mit wenig zahlreichen relativ kleinen Siebröhren, und kleinen zerstreuten Fasergruppen an der Aussengrenze; die Aussenrinde, wie schon p. 563 erwähnt, persistent, zartwandig-parenchymatisch und von einem Oberflächenperiderm umgeben. —

Die anatomischen Gattungscharaktere der Bignoniaceenstämme, welche Bureau aufstellt, gründen sich theils auf die Combinationen der verschiedenen oben angegebenen Erscheinungen, theils auf specielle Structurverhältnisse von Holz, Rinde, Periderm, endlich auf die Gesammtform des Stammes. Da es von Interesse ist, die innerhalb einer eng umschriebenen Gruppe nahe verwandter und in der Lebensweise und Anpassung übereinstimmender Pflanzen herrschenden, mit den von Fortpflanzungsorganen entnommenen Gattungscharakteren in Correlation stehenden Structur- und Wachsthumsverschiedenheiten vollständig zu kennen, so möge Bureau's Uebersicht[1]) hier in Kürze wiedergegeben werden, vorbehaltlich späterer Erläuterungen zu den mit * bezeichneten Fällen.

I. Stamm immer nur mit vier einspringenden Bastplatten.

A. Bastplatten immer überall gleichbreit. (Vgl. Fig. 224.)

a. Ohne spätere erneute Holzbildung in der Rinde.

1) Vgl. Bull. soc. bot. de France, l. c.

1. Rindenoberfläche mit dünnem Periderm: Arrabidaea DC.
2. Rindenoberfläche im Alter mit dicker Korkschicht: Paragonia Bur.
*b. Mit späterer erneuter einseitiger Holzbildung in der Rinde und unregelmässiger Gestaltung des Stammes durch dieselbe: Callichlamys Miq.

B. Bastplatten nach aussen stufenförmig verbreitert. (Vgl. Fig. 225.)
a. Stamm cylindrisch oder kantig, ohne Rinne in den Kanten.
α. Ohne Steinelemente in der Rinde.
α. Stufen der Bastplatten breit, d. h. von der Breite mehrerer durch kleine Markstrahlen getrennter Holzstrangabschnitte.
1. Stamm cylindrisch oder kaum vierkantig. Bastplatten lange gleichbreit bleibend, dann mit hohen unregelmässigen Stufen: Petastoma Miers.
2. Stamm cylindrisch, mit feinen später abgestossenen Längsriefen. Stufen der Bastplatten spät auftretend, breit, wenig zahlreich: Stizophyllum Miers.
3. Stamm cylindrisch mit vier schmalen Riefen. Bastplatten breit. Stufen von früher Jugend an vorhanden, so breit oder breiter als hoch: Cuspidaria DC.
4. Stamm wenigstens im Alter vierkantig, Rinde uneben, mit vielen Lenticellen. Bastplatten mit regelmässigen Stufen und einem breiten Markstrahl zwischen je zwei Stufenstreifen Tynanthus Miers.
β. Stufen nicht breiter als der Zwischenraum zwischen zwei Holzmarkstrahlen. Stamm cylindrisch. Bastplatten mit sehr breiter Mittellamelle: Fridericia Mart.
b. Steinsklerenchym in der Rinde.
1. Stamm vor den Bastplatten etwas abgeflacht. Bastplatten kurz wenig verbreitert. Stufen nicht breiter als der Zwischenraum zwischen zwei Holzmarkstrahlen. Steinelemente nur in der Aussenrinde und spärlich in dem primären Baste zerstreut Tanaecium Sw.
2. Stamm cylindrisch. Stufen der Bastplatten wenig zahlreich Zusammenhängender, 6—7schichtiger Ring von Steinelementen unter der Oberfläche: Adenocalymma Mart.
b. Stamm in der Jugend mit vier vorspringenden Kanten, diese später abgestossen, durch Rinnen ersetzt (vgl. Fig. 225). Stufen der Bastplatten breit, unregelmässig: Pleonotoma Miers.

C. Bastplatten durch tangentiale Verbreiterung der Holzzonen theilweise eingeschnürt und zerdrückt. Junge Triebe achteckig. Ecken später abgestossen, alter Stamm cylindrisch. Rinde dick: Pithecoctenium Mart.

II. Bastplatten successive 4, 8, 16, 32.
A. Holzkörper stets ohne Verschiebung oder Trennung der älteren Zonen durch nachträgliche intercalare Neubildungen.
a. Ohne nachträgliche Holzbildung in der Rinde.
α. Junge Triebe cylindrisch ohne abzustossende Kanten.
α. Steinelemente in der Aussenrinde und sehr zahlreich in der äusseren Bastregion, Bastplatten mit unregelmässigen Stufen: Phryganocydia Mart.
β. Ohne Steinelemente in der Rinde.
† Die vier ersten Bastplatten lang und schmal, die übrigen kurz und breit. Rinde mit rothem Farbstoff: Cydista Miers.
†† Alle Bastplatten gleich gestaltet. Rinde ohne den rothen Farbstoff.
1. Stamm seilartig gedreht, aussen mit acht abgerundeten Vorsprüngen. Bastplatten successiven Alters wenig an Länge verschieden, alle sehr schmal und mit wenigen

Stufen; die vier ersten aussen mit breiten dichtgestellten Markstrahlen. Rinde ohne Siebröhren[1]): Pyrostegia Pr.

2. Stamm nicht seilartig. Holz sehr dicht, mit sehr engen Fasern und Gefässen. Bastplatten sehr zahlreich, Stufen hoch, breit, unregelmässig, Markstrahlen zwischen der mittleren Lamelle und den seitlichen einer Platte kaum breiter, als die übrigen. Mark sehr schmal: Clytostoma Miers.

3. Stamm nicht oder wenig seilartig. Holztextur locker, porös. Stufen der Bastplatten sehr spärlich. Markstrahlen zwischen der Mittellamelle und den seitlichen breit, auffallend. Mark breit, in der Mitte schwindend: Anemopaegma Mart.

4. Stamm nicht seilartig. Zahlreiche Bastplatten mit sehr schmalen Stufen und breitem Markstrahl jederseits ihrer Mittellamelle: Lundia DC.

5. Stamm seilartig. Holz mit weiten Gefässen. Bastplatten durch die angrenzenden Holzstufen wechselnd eingeschnürt und zerdrückt. (Zuweilen Holzbildung in der Rinde, vor den Bastplatten *): Distictis Mart.

b. Junge Triebe mit sechs später abgestossenen Kanten; alte cylindrisch. Rinde dünn. Zahlreiche sehr ungleiche Bastplatten mit unregelmässigen Stufen: Amphilophium Kth.

b. * Stamm mit concentrischen (erneuerten) Holzringen in der Rinde.

1. Stamm nicht oder wenig seilartig. Markstrahlen fast von gleicher Breite: Haplolophium Cham.

2. Stamm seilartig. Markstrahlen von sehr ungleicher Breite: Glaziovia Bur.

B. * Innere Holzschichten im alten Stamm durch nachträgliche intercalare Neubildungen von Parenchym, Holz und Bast gespalten.

a. Holz mit Jahresringen. Spaltungssegmente wenig zahlreich. In der Bastschicht Holzbündel von anfangs fächerförmigem, sehr bald abgerundetem Querschnitt: Anisostichus Bur. (Fig. 224 u. 237.)

b. Keine Jahresringe. Spaltungssegmente zahlreich, wiederholt zerklüftet, dazwischen neugebildetes Parenchym. Die die Mitte des Stammes einnehmenden Segmente nach allen Seiten gerichtet.

1. Holzsegmente der Stammmitte dreikantig, ungetheilt, alle anderen dichotom gespalten: Melloa Bur. (Fig. 226.)

2. Alle Holzsegmente, sowohl die in der Mitte als die in der Peripherie des Stammes dichotom gespalten: Bignonia Bur.

§ 184. Bau und Wachsthum der Internodien von Phytocrene-Arten[2]) stimmen in den Hauptzügen mit denen der rankenden Bignonien überein. Die Unterschiede zwischen beiden bestehen theils in Differenzen der feineren Structur von Holz und Rinde, theils darin, dass die Zahl der ursprünglichen Holzvorsprünge und einspringenden Bastplatten nicht vier, sondern in den untersuchten Exemplaren meist acht, seltener 13 beträgt, Ziffern, welche nach Individuen zu wechseln scheinen. Später eintretende Theilungen der ursprünglichen Holzvorsprünge durch secundäre Bastplatten sind nicht beobachtet, vielmehr steht

1) »pas de cellules grillagées dans l'écorce.« (? Ref.)

2) Griffith, in Wallich, plant. Asiat. rarior. III, p. 216, nach Lindley, Introduction to Botany p. 69. — A. de Jussieu, l. c. — Tréviranus, in Bot. Ztg. 1847, p. 400. — Mettenius, Beitr. z. Botan. p. 50. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1855, p. 878.

die Thätigkeit des ersten Cambiums bald still und es treten dann in der Rinde erneute Zuwachszonen auf. Vgl. § 191.

Von den Structurverhältnissen seien hier, unter Verweisung auf Mettenius' Beschreibung und Mohl's Ergänzung derselben, folgende hervorgehoben (Fig. 227).

Das Mark wird umgeben von einer schmalen gleichbreit-ringförmigen Holzzone (Markscheide), welche zwischen wenig verdickten Zellen die in radialen gewöhnlich paarigen Reihen vor den Holzvorsprüngen stehenden Erstlingsgefässe enthält. Nach aussen geht diese Zone über in eine ebenfalls ringförmige, welche von zahlreichen, successive weiter werdenden Tüpfelgefässen, derbwandigen Faserelementen, Strangparenchym und schmalen Markstrahlen gebildet wird. Wesentlich den gleichen Bau behaltend setzt sich diese Tüpfelgefässzone nach aussen in die äquidistanten, im Querschnitt keilförmigen Vorsprünge *h* fort. Die im Dickenwachsthum zurückbleibenden Holzstreifen zwischen diesen bestehen dagegen, mit Ausnahme ihres der Markscheide angehörenden inneren Theils, der Hauptmasse nach aus zartwandigen, radial gereihten Zellen, zwischen welchen nur vereinzelte, je von wenigen derbwandigen Elementen

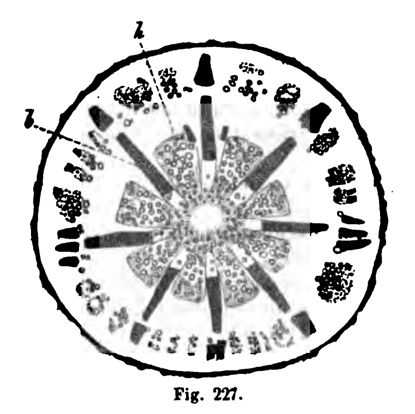


Fig. 227.

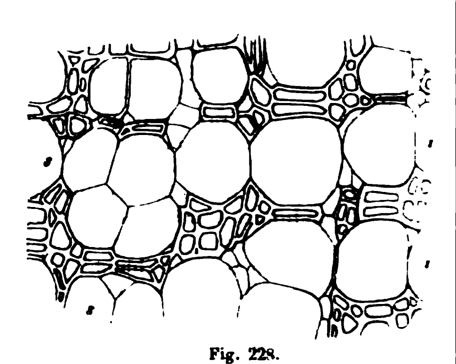


Fig. 228.

begleitete Tüpfelgefässe zerstreut stehen. — Die Bastplatten (*b*) bestehen ihrer Hauptmasse nach aus den Cap. V erwähnten grossen scharfendigen Siebröhren (Fig. 228, *s*), und zwar liegen diese sehr regelmässig in radialen sowohl wie tangentialen Reihen, in radialer Richtung meistens von einander getrennt durch ein- bis drei- und vierfache concentrische Reihen enger Elemente, selten zu

Fig. 227. Phytocrene spec. Stammquerschnitt, zweimal vergr., von demselben Materia wie die von Mettenius beschriebenen. *h* die acht Vorsprünge des grossporigen Holzkörpers *b* die Bastplatten zwischen diesen. Seitwärts von der einen, rechts von dem mit *h* bezeichneten Holzvorsprung zwei kleine, gleiche. Parenchym von Mark und Rinde sind weiss gelassen. Aussen von dem inneren Zuwachskreis ein erneuerter, welcher, zwischen breiten parenchymatischen Markstrahlen, vor jedem inneren Holzvorsprung mehrere Stränge zeigt, die aus einem relativ grossen, jenem gleich gebauten Holztheil und einem minimalen Basttheil bestehen; und vor jeder inneren Bastplatte einen oder 2—3 grösstentheils dieser gleich gebaute nur an ihrer Innenseite einen minimalen Holztheil besitzende Stränge. Letzterer konnte in der Fig. kaum angedeutet werden.

Fig. 228. Stück einer Bastplatte aus Fig. 227. (Ohngef. 140.) *s*—*s* Siebröhren. Die an diese grenzenden einfach contourirten engen Maschen sind Querschnitte von Cambiformzellen, die derb und doppelt contourirten von Bastfasern.

zweien aneinander stossend, in tangentialer Richtung dagegen meist in unmittelbarer Verbindung untereinander, selten durch jene engen Elemente ebenfalls getrennt (Fig. 228). Diese engen Elemente sind grösstentheils Sklerenchymfasern, zum kleinern Theile zarte Cambiformzellen, deren gewöhnlich je 1—2 im Querschnitt einer Siebröhre angrenzen. Die eigenthümliche Vertheilung der derbwandigen und der andern Elemente bewirkt das fast schachbretartige Ansehen des Querschnitts der Platten. An dem äussersten ältesten Theile derselben ist die Anordnung weniger regelmässig, die sklerotischen Elemente mehr vorherrschend. Ein vielreihiger breiter, aus sehr zarten Zellen bestehender Markstrahl begrenzt jede Seitenfläche der Bastplatte und setzt sich neben den zurückbleibenden Holzstreifen markwärts fort. Er scheint, wie bei den Bignonien, bei nicht ganz jungen Exemplaren aus zwei sich verschiebenden Radialabschnitten zu bestehen. Von stufenförmiger Verbreiterung der Bastplatten nach Aussen sind wenigstens Andeutungen vorhanden. Aussen von der die Holzvorsprünge umgebenden Cambiumzone, also in der normal orientirten Bastschicht, kommen hie und da sehr unregelmässig zerstreute kleine unregelmässige Gruppen der gleichen Gewebearten vor, welche die Bastplatten bilden. Ausser diesen Gruppen scheint, nach Querschnitten, die in Rede stehende Bastschicht in ihrem bei weitem grössten Theile keine Siebröhren zu enthalten, vielmehr nur aus zartwandigem Parenchym mit vereinzelten dünnen Sklerenchymfasern zusammengesetzt zu sein.

Das Vorstehende ist theils nach Mettenius' Beschreibung, theils nach den dieser zum Grunde liegenden Stammquerschnitten gegeben. Einige andere Querschnitte, auch die Abbildung bei Lindley l. c. zeigen einen in manchen Einzelheiten von dem beschriebenen etwas abweichenden Bau. Ob es sich dabei um individuelle oder Species-Differenzen handelt, ist unentschieden, da Speciesbestimmungen bei dem benutzten Material überhaupt fehlen. Nach Jussieu [1]) käme bei Phytocrene auch dichotome Lappung der Holzvorsprünge vor.

§ 185. Aehnliche Erscheinungen wie bei den Bignonien und Phytocrene, mit ähnlichen Differenzen wie zwischen diesen, finden sich bei Klettersträuchern verschiedener anderer Familien, in verschiedenem Grade ausgebildet: innerhalb des cylindrischen oder schwach kantigen Stammes flache bis sehr tiefe Einbuchtungen des Holzkörpers und in diese einspringende, entsprechend gestaltete Bastplatten. Abgesehen von einigen vorliegenden, nicht sicher bestimmten und wenig exquisiten Fällen sind hier zu nennen Malpighiaceen aus den Genera Tetrapterys, Banisteria, auch Stigmaphyllon [2]), Peixotoa sp. [3]), Apocyneen aus den Gattungen Condylocarpon [4]), Echites; die Asclepiadee Gymnema silvestre, eine Celastrus- [5]) und eine Tournefortia-Art. [6])

Jene Peixotoa (l. c. Fig. 2) zeigt acht stumpfe, wenig hohe Vorsprünge des Holzkörpers, innerhalb der cylindrischen von gewaltigen rissigen Kork- resp. Borkenmassen umgebenen Aussenrinde. Müller's Tetrapterys (l. c. Fig. 1) zeigt sehr ähnliche Erscheinungen wie die oben p. 590, sub. II erwähnten Bignonien. In jüngern, bis etwa 1cm dicken runden Stämmchen resp. Aesten hat der Holzkörper sechs durch Bastplatten ausgefüllte scharfe Einschnitte; in stärkeren Stämmen tritt zu diesen, und unter radialer Fortbildung derselben,

1) l. c. p. 122.
2) A. de Jussieu, l. c. p. 106.
3) Fr. Müller, l. c.
4) Idem l. c.
5) Jussieu, l. c. p. 117.
6) Crüger, Bot. Ztg. 1851, 468.

ein- bis zweimalige weitere Spaltung der Holzvorsprünge durch einspringende Bastplatten also dichotome Lappung des Querschnitts des Holzkörpers ein. Die älteren Theile der Bastplatten werden durch tangentiale Verbreiterung der angrenzenden Holzabschnitte eingeschnürt und zusammengedrückt. Ob die (radialen) Seitenflächen der Bastplatten etwa von einer Cambiumschicht umzogen bleiben, ist unentschieden.

Bei Müller's Condylocarpon (l. c. Fig. 4) ist der Querschnitt des Holzkörpers jüngerer, bis etwa 1cm dicker Zweige rund, ringsum gleich dick. Dann beginnt die Bildung von Einschnitten und sie ausfüllenden Bastplatten — die Zahl der zuerst, gleichzeitig entstehenden scheint drei zu sein —; und zu den ersten, radial weiter wachsenden kommen successive zahlreiche neue, ihnen gleiche, so dass der ältere Holzkörper im Querschnitt reich und unregelmässig dichotom gelappt ist. Auch hier findet in den älteren inneren Theilen streckenweise Einschnürung und völlige Verdrängung der Bastplatten statt durch wulstige Vorsprünge, welche an den Seitenflächen der Holzvorsprünge nachträglich auftreten, ob ausgehend von einer an diesem Orte von Anfang an verbleibenden, oder von einer nachträglich auftretenden Cambiumzone, bleibt auch hier zu untersuchen.

§ 186. Eine weiter als die bisher betrachteten gehende Anomalie der Gewebevertheilung liegt in der Eigenthümlichkeit einiger Holzgewächse, dass sie Holz-, Cambium- und Bastring in der normalen Stellung und ohne besonders bemerkenswerthe Gestaltverhältnisse entwickeln, in dem secundären Baste aber keine Siebröhren bilden, dass letztere vielmehr, mit zartem Parenchym zu Strängen vereinigt, in dem Holzkörper enthalten sind.

Diese Erscheinung findet sich bei Strychnos, und zwar bei allen untersuchten Arten der Gattung, sowohl bei den kletternden, rankenden: Str. colubrina, toxifera, multiflora und der von F. Müller[1]) abgebildeten, nicht näher bestimmten Form, als auch bei den baum- und strauchartigen: Str. nux vomica, brachiata, innocua. Sie tritt ferner, wenn auch in anderer Form als bei Strychnos, auf bei der von F. Müller[2]) als Dicella spec. erwähnten Malpighiacee.

Von der Gattung Strychnos wurden die genannten Arten an trocknem Material untersucht; für die Untersuchung der jüngsten Entwicklungszustände diente ein lebendes Exemplar der als Str. nux vomica im Handel vorkommenden, wohl einer andern Species angehörenden Pflanze.

Die Strychnos-Arten haben im jungen Internodium einen normal orientirten Ring bicollateraler Blattspurbündel. Der nach aussen sehende (äussere) Siebtheil derselben, welcher bei der ersten Differenzirung der Bündel die ersten ausgebildeten (Protophloem-) Elemente erkennen lässt, besteht im fertig gestreckten Internodium aus kleinen Gruppen — etwa 4—6 — enger Elemente, welche kleinen Siebröhrgruppen im Querschnitt durchaus ähnlich sind. Ich will jedoch nicht entscheiden, ob sie wirklich ausgebildete Siebröhren enthalten. Nach jenen Siebtheil-Erstlingen erscheinen am Innenrande des Gefässtheils die ersten Gefässe und etwa gleichzeitig mit ihnen beginnen die Siebgruppen des Innenrandes deutlich zu werden. Die weitere Ausbildung des Gefässtheils geht dann den für Dicotylen normalen Gang; in den inneren Siebgruppen dauert Vermehrung und Wachsthum der Elemente lange an, sie werden beträchtlich gross. Zahlreiche, durch einschichtige Markstrahlen von einander getrennte Zwischenbündelchen verbinden sodann die Spurstränge zum dichten Ring. Die Zwischenbündel erhalten wenigstens theilweise auch jene kleinen äusseren Siebgruppen.

1) l. c. Fig. 10.

2) l. c. p. 59.

aber keine innern; wenigstens fehlen diese den meisten sicher. Eine Vermehrung der Elemente der kleinen äusseren Siebgruppen, wie sie bei den typischen Dicotyledonen mit dem Wachsthum der Gefässtheile gleichen Schritt hält, findet bei Strychnos nicht statt. Vielmehr wird die an jene kleinen äusseren Siebgruppen unmittelbar angrenzende, oder höchstens die nächstinnere, rings um den Stamm gehende Zellschicht zur Mutterschicht des Cambiums. Die Entstehung dieses, das konnte an dem spärlichen disponibeln Material constatirt werden, ist wesentlich die gleiche wie bei den normalen Dicotyledonen; desgleichen die Richtung der die secundären Elemente producirenden Theilungen. In der Succession dieser und der Ausbildung ihrer Producte findet aber die Eigenthümlichkeit statt, dass sie zunächst fast ausschliesslich centrifugal fortschreiten: es wird nur oder fast nur secundäres Holz gebildet. An einem jährigen 1^{mm} dicken Triebe der lebenden Pflanze, dessen Holzring auf dem Querschnittradius schon 10—12 Elemente, und unter diesen weite Gefässe zählt, liegen in jeder Radialreihe zwischen den äussersten fertigen Holzelementen und jenen kleinen äusseren Siebgruppen nur zwei durch eine Tangentialwand getrennte Zellen oder selbst nur eine zartwandige Zelle. Diese gehören der Cambium- und Zuwachszone an, letztere grenzt also unmittelbar an die primäre Bastzone; sie bildet mit dieser einen schmalen — aussen durch eine dichte Schicht kurzen Sklerenchyms abgegrenzten — Ring um den Holzkörper. Dieses Verhältniss dauert eine Zeit lang; an einem 2,5^{mm} dicken getrockneten Zweig von Str. nux vomica finde ich die Bastschicht nicht oder kaum stärker. Später ändert es sich aber; ein untersuchtes trockenes Stamm- oder Aststück von St. nux vomica von 135^{mm} Durchmesser hat eine etwa 0,5^{mm} dicke sehr vielschichtige Bastzone. Kletternde Species wie Str. toxifera, Str. brachiata u. a. scheinen noch reichlicher secundären Bast zu bilden. Die secundäre Bastschicht hat, bis auf einen wesentlichen Punkt, den Bau und zeigt die Dilatationserscheinungen wie in den normalwüchsigen Dicotyledonen. Speciell bei Str. nux vomica besteht sie aus breiten, durchweg zarten parenchymatischen Markstrahlen, ohne Steinelemente, und zwischen diesen verlaufen, den Holzsträngen correspondirend, schmale Stränge von je einigen Längsreihen gestreckter Zellen mit schrägen oder horizontalen Enden, weicher, mässig dicker, einfach und zerstreut-getüpfelter Seiten- und zarter Querwand. Die Stränge werden von zahlreichen gekammerten Krystallschläuchen begleitet. Sowohl Bastfasern wie Siebröhren fehlen vollständig. Die Siebröhren liegen vielmehr in dem Holz. Dieses hat seiner Hauptmasse nach normale Laubholzstructur. Es besteht bei der in Rede stehenden Species 1) aus breiten, zahlreichen, von liegenden Zellen gebildeten Markstrahlen, 2) schmalen Strängen und Strangabschnitten verschiedener Grade, welche sich aufbauen aus unregelmässig abwechselnden breiten Querzonen sehr derber langer Holzfasern einestheils, und grosszelligem, Tüpfelgefässe enthaltendem Strangparenchym anderntheils. In der durch diese Zusammensetzung im schwach vergrösserten Querschnitt unregelmässig-gebänderten Holzmasse liegen nun zahlreiche, durchschnittlich etwa 0,30^{mm} dicke Stränge von rundlicher oder breit-elliptischer Querschnittsform. Sie sind durch den ganzen Jahresring zerstreut, gewöhnlich einzeln zwischen zwei Markstrahlen gelegen, und etwas breiter als der sie führende Holzabschnitt, so dass sie beiderseits in die angrenzenden Markstrahlen einspringen; zuweilen gehen sie auch

quer durch 2—3 Holzstränge sammt den zwischenliegenden Markstrahlen. Ihr Längsverlauf folgt ohngefähr dem der Holzstränge, mit dem Unterschiede, dass sie weniger zahlreiche spitzwinklige Anastomosen als diese zeigen. Aufgebaut sind diese Stränge aus Längsreihen zartwandiger farbloser Zellen — und zwar scheint ihr Umfang ausschliesslich von solchen eingenommen zu werden — und zahlreichen stattlichen Siebröhren mit schrägen, leiterartig geordnete Siebfelder tragenden Gliedenden. Geeignete Entwicklungsstadien zeigen leicht, dass diese holzständigen Siebstränge von der Cambiumzone nach innen zu abgeschieden werden. Vgl. Fig. 229. — Die übrigen untersuchten Arten zeigen die gleichen, zum Theil noch stattlichere holzständige Siebstränge und, soweit das trockne Material unterscheiden liess, die gleiche Abwesenheit der Siebröhren im Baste.

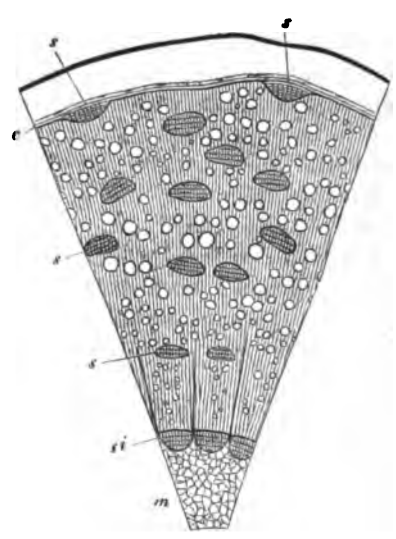


Fig. 229.

Alle untersuchten Arten haben an der Grenze zwischen Bast und Aussenrinde einen mächtigen dauernden Steinsklerenchymring und meist einzelne Sklerenchymfasern an dessen Aussenseite. Bei Str. brachiata und toxifera kommen hierzu massenhafte Steinsklerenchymgruppen im secundären Bast. Die parenchymatische Aussenrinde bildet bei allen an der Oberfläche ein starkes Periderm, zumal bei Str. innocua eine dicke, weiche Korkmasse. — Ueber den Bau des Holzes der anderen Arten sei nur bemerkt, dass es sich von dem der Str. nux vomica durch weit grössere relative Menge der derben Fasern unterscheidet, im übrigen keine allgemein bemerkenswerthen Eigenheiten zeigt. Die Detailverhältnisse sind noch näher zu untersuchen. — Von verwandten Loganiaceen fand ich bei Logania longifolia und floribunda bicollaterale Blattspurbündel, aber normalen Bast und keine Siebröhren im Holze. Gaertnera longifolia, Sykesia spec. und Fagraea lanceolata zeigen ganz normalen Dicotyledonenbau, auch keine bicollateralen Spurstränge.

Von der genannten Dicella liegen nur einige trockene, etwa 5—6^{mm} dicke, von Fr. Müller mitgetheilte, theils ziemlich runde, theils stark excentrisch entwickelte Stammstücke vor. Das runde Mark wird zunächst umgeben von einem überall gleich breiten, etwa acht Zellen dicken Ringe enger, regelmässig radial gereihter gewöhnlicher Holzelemente. Das übrige secundäre Holz besteht der Hauptmasse nach aus dickwandigen Tüpfelgefässen und Fasern, nebst einreihigen Markstrahlen, anderntheils aus zartwandigen Gewebemassen, welche von weiten Parenchymzellen, Siebröhren und engen, drusenführenden Krystallschläuchen gebildet, und gegen die derbwandige Masse hin durch eine

Fig. 229. Strychnos, unbestimmte ostindische Species. Stück eines Querschnitts durch einen Zweig (20). *m* Mark. *c* Cambiumzone, zwischen beiden Holzkörper mit zahlreichen grossen Gefässen. *si* Siebröhrenbündel an der Markgrenze; *s* im Holze liegende, die zwei äussersten an der Grenze der Cambiumzone, im Begriff aus dieser hervorzugehen.

fast ununterbrochene Schicht gekammerter Krystallschläuche mit kleinen klinorrhombischen Krystallen begrenzt werden. Dieses zarte, siebröhrenführende Gewebe ist in dem derben gefässführenden vertheilt in Form von anastomosirenden platten Strängen, welche im Querschnitt unregelmässig concentrische, sehr ungleich grosse und ungleich gestaltete, öfters wellig gekrümmte, manchmal anastomosirende Ringabschnitte darstellen. Dieselben bilden in dem Querschnitte Bänder und Zonen, welche der derben Holzmasse eingesetzt und durchschnittlich kleiner und schmäler sind als die mit ihnen abwechselnden derben Partien; Erscheinungen, welche dem ganzen Querschnitt ein eigenthümlich fein gebändertes, fast marmorirtes Aussehen geben. — Soviel bis jetzt an dem trocknen spröden Material ermittelt werden konnte, entsteht die ganze beschriebene Holzmasse an der Innenseite einer zarten, einschichtigen Cambiumzone. Diese wird umzogen von einer dünnen Rinde, welche keine nennenswerthen Besonderheiten zeigt, ausser dass in ihrer schmalen, zerstreute Fasern und viele kleine Krystalldrusen führenden secundären Bastschicht Siebröhren nicht gefunden werden konnten.

Weitere Structurdetails sind in den vorstehenden Andeutungen sowohl für Strychnos als Dicella theils absichtlich unerwähnt geblieben, theils bedürfen sie noch genauerer Untersuchung.

§ 187. Das Auftreten eines Cambium- und Secundärzuwachsringes an der Innenseite des aussen normal wachsenden Holzrings ist von Sanio[1]) im Stamme von Tecoma radicans entdeckt worden. Die Blattspurstränge des normal beschaffenen Bündelrings[2]), mit Ausnahme der senkrecht unter dem nächsthöhern Blattpaar stehenden, werden auf ihrer Markseite, vor den primordialen Spiralgefässen, in der Jugend begrenzt von einem kleinen Strange zarter Zellen, welche enger bleiben als die ringsum befindlichen. Die durch allseitswendige Längstheilung entstandene innerste, an das grosszellige Mark grenzende Zellgruppe jedes Stranges hört bald auf zu wachsen (einzelne ihrer Reihen dürften sich zu Siebröhren ausbilden). Die äusseren Lagen werden zu gestrecktem, später derbwandigem Parenchym. In einer mittleren Lage tritt, wenn das normale Cambium auf der Aussenseite des Holzrings sein Wachsthum begonnen hat, radiale Dehnung und tangentiale Theilung ein, und dieser Vorgang setzt sich, wie bei der Entstehung eines normalen Cambiums, von jeder Gruppe aus seitwärts fort über eine längs der ganzen Innenseite des Holzrings verlaufende Ringschicht. Diese bildet nun, gleich einem normalen Cambium, nur in räumlich umgekehrter Richtung, Holz und Bast, ersteres an die über die Innenfläche des Ringes gehende Parenchymzone anlagernd, den Bast markwärts schiebend. Beiderlei Producte des innern Cambiums sind in ihrem Bau dem secundären Holz und Bast des normalen äusseren Rings gleich, sie haben wie diese sowohl Markstrahlen als Jahresringe. Ihr allerdings sehr wenig ausgiebiger Zuwachs drängt das Anfangs breite Mark mehr und mehr zusammen. Wie lange der Vorgang dauert, wann er eventuell nach gänzlicher Verdrängung des Marks aus mechanischen Ursachen sein Ende erreicht, in welcher Beziehung er etwa zu dem häufigen Aufreissen alter Stämme steht, ist nicht untersucht.

---

1) Bot. Ztg. 1864, p. 61, 228.
2) Vgl. Nägeli, Beitr. I, p. 107.

Andeutungen einer ähnlichen Bildung scheinen nach Sanio[1]) bei Rumex crispus vorzukommen, doch sind hierüber noch fernere Untersuchungen nothwendig.

§ 188. Mehrere, in demselben Querschnitt nebeneinander liegende partielle Cambien und Zuwachsringe treten in der exquisitesten Ausbildung auf bei den seit Gaudichaud[2]) vielbeschriebenen Holzstämmen rankender Sapindaceen aus der Genera Serjania, Paullinia, Thinouia. Der Querschnitt in Rede stehender Stämme zeigt mehrere gesonderte Holzringe von einer gemeinsamen Rinde umschlossen, und zwar bei den meisten einen die Mitte einnehmenden grössern Hauptring und mehrere kleinere Aussenringe im Umkreis (Fig. 230, 231); seltener fünf, oder ausnahmsweise 6—7 peripherische Ringe ohne mittleren Hauptring. Radlkofer nennt den erstgenannten Bau zusammengesetzten, den zweiten getheilten Holzkörper. In beiden Fällen wird jeder Holzring rings umgeben von einer normalen, dauernd thätigen Cambiumzone und einer ebenfalls normalen Bastschicht. Jeder umschliesst ein,

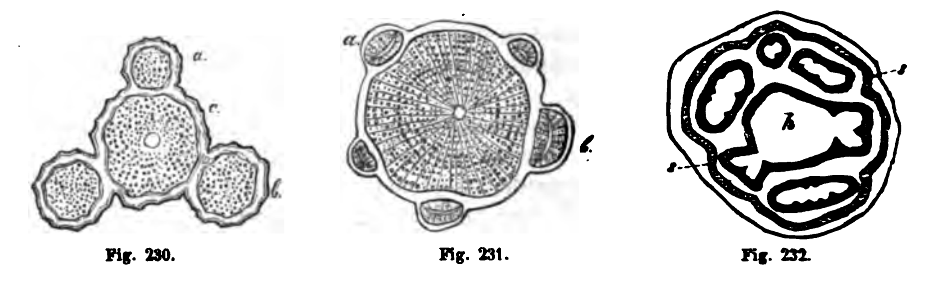


Fig. 230. Fig. 231. Fig. 232.

wenn auch oft unscheinbares Mark, in dessen nächster Umgebung schon Jussieu Spiralgefässe nachwies. Der Länge nach verfolgt, verlaufen die Holz- und Bastringe in den Internodien getrennt nebeneinander; in den Knoten stehen sie, in nachher noch anzugebender Form, miteinander in Verbindung, so dass für die zusammengesetzten Holzkörper die Meinung aufkommen konnte, die kleinen äussern seien dem Hauptstamm der Länge nach angewachsene Holz- und Bast-

Fig. 230 und 231. Querschnitte durch Stämme von nicht näher bestimmten Serjania- oder Paullinia-Arten. Nat. Gr. Aus Schleiden, Grundz. *a*, *b* Aussenringe, *c* Hauptring des zusammengesetzten Holzkörpers. Die Rinde ist in beiden Figuren weiss, die Holzkörper (im strengen Sinne) der Vertheilung der Gefässe entsprechend punktirt. Markstrahlen in Fig. 231 deutlich, in 230 nicht; auch das Mark ist in den Aussenringen letzterer Figur nicht angegeben.

Fig. 232. Serjania caracasana. Querschnitt durch ein junges Internodium nahe über dem Knoten (10). Nach Nägeli. Innerhalb des Sklerenchymrings *s* der Hauptring *h* und vier Aussenringe; links unten ein Aussenring in den Hauptring sich öffnend. Die schwarzen nach dem Mark gehenden Prominenzen der Ringe sind die primären Spurstränge.

---

1) Bot. Ztg. 1865, p. 179.

2) Recherches, etc. l. c. Tab. XVIII. — Vgl. ferner A. de Jussieu, Monogr. des Malpighiacées, l. c. — Schleiden, Grundzüge (3. Aufl.) II, p. 166. — Tréviranus, Bot. Ztg. 1847 p. 393. — Crüger, Bot. Ztg. 1851, p. 481. — Schacht, Lehrbuch II, p. 58. — Netto, Comptes rendus Tom. 57 (1863) p. 554 und Ann. sc. natur. 4. Sér. Tom. 20, p. 166. — Nägeli, Dickenwachsthum d. Sapindac. vgl. p. 478. — Radlkofer, Atti del Congresso botan. ten. in Firenze 1874, p. 60 und Monographie d. Gattung Serjania, München 1875.

körper axillärer Zweige. Die beschriebene Zusammensetzung kommt den Stämmen von Anbeginn der Gewebedifferenzirung an zu (Fig. 232).

Das Verständniss dieses Baues verdankt man Nägeli's entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung einer Anzahl Formen mit zusammengesetztem Holzkörper.

Die Hauptresultate derselben sind nachstehend, zum Theil mit des Autors eigenen Worten resumirt, auf eine kurze Darstellung der Einzelerscheinungen bei einer und der Differenzen nach den verschiedenen Species muss dagegen, wegen ihrer Complication, verzichtet und auf die Originalarbeit verwiesen werden.

Die Stengel resp. Stämme der in Rede stehenden Pflanzen sind von Anfang an kantig; die Blätter spiralig gestellt; aus dem Blattwinkel entspringen ein Zweig und eine Ranke als Axillarsprossungen. Der Verlauf und die Entwicklung der primären Gefässbündel entsprechen den allgemeinen für Dicotylen gültigen Hauptregeln (Cap. VIII). An jedem Knoten treten drei Blattspurstränge und zwei Axillarspurstränge in den Stengel ein. Sie zeigen im Allgemeinen tangentialschiefen Verlauf, welcher von demjenigen der Stengelkanten mehr oder minder abweicht. Die Medianstränge haben die Neigung, in drei Sympodien sich zu vereinigen. Beiderlei Spurstränge haben ausserdem meist radialschiefen Verlauf, sie entfernen sich von ihrer Eintrittsstelle in den Knoten an bis zu ihrem Ansatz an einen Strang eines tiefern Knotens mehr und mehr von der Stengeloberfläche. Sämmtliche Stränge sind collateral, manchmal vielleicht [1]) bicollateral.

Bei manchen, mit den hier speciell zu betrachtenden nahe übereinstimmenden Formen, wie dem von Nägeli dargestellten Cardiospermum, Paullinia sp., Serjania mexicana, stehen die Spurstränge im Querschnitt des jungen Internodiums in sehr ungleichen Abständen von der Mitte; sie umgeben ein mit vorspringenden Kanten, selbst eingebuchteten Seiten versehenes Markprisma. Nichtsdestoweniger werden sie durch eine normal orientirte allgemeine Cambiumschicht verbunden und bilden mit einander einen einfachen normalen und normal bleibenden, wenn auch kantigen oder eingefalteten Dicotyledonen-Holz- und Bastkörper.

Bei anderen Formen mit stark schiefem Strangverlauf aber werden die Einfaltungen des primären Bündelrings so tief, dass einzelne Stranggruppen, um bei dem Bilde zu bleiben, von dem Ring nach aussen gleichsam abgeschnürt, ausgeschlossen werden. Die Stränge einer solchen Gruppe stehen in verschiedener Entfernung von einander und von der Mitte des Internodiums. Die in Beziehung auf letztere äusseren der Gruppe orientiren ihren Sieb- und Gefässtheil in derselben Beziehung normal, d. h. kehren letzteren der Stammmitte zu. Bei den anderen dreht sich diese Orientirung derart um, dass sämmtliche Gefässtheile einer ausgeschlossenen Gruppe nach einem gemeinsamen in dieser selbst gelegenen Mittelpunkte sehen. Ein Strang kann auf seinem schiefen Längsverlauf successive verschiedenen Seiten einer ausgeschlossenen Gruppe und dem Hauptring angehören, muss daher alsdann successive Drehungen erfahren.

Diese Anordnungen treten schon bei der ersten Gewebedifferenzirung auf; sie gelten schon für die noch von Meristem umgebenen Initialstränge. Mit der Gewebedifferenzirung nimmt nun der Hauptring, sammt dem von ihm umschlossenen Markkörper, die schon angedeuteten normalen Eigenschaften an. Jede

1) Vgl. Nägeli l. c. p. 35.

ausgeschlossene Gruppe für sich desgleichen; der zwischen ihren einander zugekehrten Gefässtheilen liegende Meristemstrang wird parenchymatisches Mark; an der Grenze ihrer Gefäss- und Siebregion tritt ein normales Cambium ringsum auf. Zwischen Hauptring und Aussenringen gelegene entsprechende schmale Meristemstreifen nehmen den Bau von (wesentlich parenchymatischem) Rindengewebe an, welches sich in die allgemeine Aussenrinde fortsetzt. Innerhalb dieser allgemeinen Rindenhülle ändert sich, wie schon aus dem oben Gesagten hervorgeht, in successiven Querschnitten die Stellung und Gestalt der Ringe; im allgemeinen nach der von Nägeli formulirten Regel: ein Aussenring, den man nach oben oder unten verfolgt, bleibt intact und unverändert bis zum nächsten Knoten. An diesem öffnet er sich in den Hauptring, wobei die primären Stränge ihre gegenseitige Lage wechseln, und setzt sich jenseits des Knotens als Aussenring oder als Falte fort (Vgl. Fig. 232).

Die histiologische Zusammensetzung der erwachsenen Theile bietet, soweit die allerdings nicht sehr eingehenden Untersuchungen reichen, keine wesentlichen Verschiedenheiten von normalem Holz- und Rindenbau dar. Allgemein verbreitet ist das Vorhandensein eines vielschichtigen Sklerenchymfaserrings an der Innengrenze der ringsumgehenden Aussenrinde (Fig. 232). Derselbe ist anfangs überall geschlossen und wird mit fortschreitender Dilatation gesprengt und zerklüftet unter denselben Erscheinungen, welche p. 558 für Aristolochia Sipho erwähnt wurden.

Bei der Gattung Thinouia kommt in dem älteren, mehrjährigen Stamme zu den beschriebenen Erscheinungen hinzu das Auftreten rindenständiger, nach Art der Menispermeen, resp. Leguminosen erneuter Zuwachszonen. Nach Crüger's wohl hierher zu ziehenden Abbildungen [1]) treten dieselben in sehr unregelmässiger Anordnung, theils als concentrische Ringabschnitte, theils als vereinzelte Stränge auf. — Wenn ich Netto richtig verstehe, so treten auch bei Arten mit ursprünglich einfachem Holzring nachträglich erneute peripherische auf.

Radlkofers getheilte Holzkörper, welche einer bestimmten Gruppe der Gattung Serjania eigen sind, unterscheiden sich von den beschriebenen zusammengesetzten, wie schon angedeutet, nur dadurch, dass blos fünf, selten 6—7 peripherische partielle Ringe, ohne mittleren oder Hauptring gebildet werden. Fünf (resp. 6—7) stark nach aussen vorspringende Bündelgruppen, welche nur in den Knoten anastomosiren, sind von Anfang an vorhanden, jede wächst durch ein sie ringsumgebendes Cambium zu einem für sich allein normalen Ring heran.

Nach Radlkofer's Untersuchungen enthalten die meisten der zahlreichen Sapindaceen-Genera nur Arten, welche nicht klettern und normalen Stammbau zeigen. Rankende und kletternde Species kommen zu den Genera: Cardiospermum mit nicht holzigem Stamm und zwar kantigem aber normalem Holzkörper; und Serjania, Paullinia, Urvillea, Thinouia mit vieljährigem holzigem Stamm. Nicht alle Species dieser Gattungen sind aber Lianen und nicht alle, welche solche sind, haben anomalen Bau; viele nur kantigen oder gelappten, aber sonst normalwüchsigen Holzkörper.

Von den 145 Arten der Gattung Serjania haben 84 den in Vorstehendem beschriebenen zusammengesetzten, fünf den getheilten Holzkörper. Der Bau des Holzkörpers, speciell die Modificationen des zusammengesetzten nach Zahl, relativer Grösse, specieller Gestalt und Structur der Aussenringe steht jedesmal in Correlation mit den anderweiten Charak-

1) Bot. Ztg. 1851, Taf. VIII.

teren, nach welchen die Untergruppen der Gattung sich sondern. Die fünf Arten mit getheiltem Holzkörper bilden auch nach anderen Eigenschaften eine natürliche Gruppe.

Von den noch zahlreicheren Paullinia-Arten haben 12 anomalen und zwar zusammengesetzten Holzkörper. —

Thinouia ist durch das beschriebene nachträgliche Auftreten rindenständiger Holzzonen in der Peripherie des zusammengesetzten Holzkörpers ausgezeichnet; ob alle 8—10 Arten der Gattung, ist nicht entschieden.

Von den ebenfalls 8—10 Arten der Gattung Urvillea ist nur bei U. laevis anomaler Bau bekannt, und zwar ist derselbe von dem der übrigen Sapindaceen wesentlich verschieden und im § 193 zu erwähnen.

§ 189. In dem Stamme der Calycantheen bilden die Blattspurstränge, wie p. 267 beschrieben, den Bündelring und vier rindenläufige Bündel. Ersterer wird zu einem normalen Holz- und Bastkörper mit normalem Cambium; die Rindenbündel wachsen mittelst partieller Cambien zu den von Mirbel entdeckten, seither viel beschriebenen[1]) Rindensträngen heran, welche in die Dicke wachsen, so lange der Stamm lebt. Das Rindenbündel ist collateral, anfangs aus einem kleinen Gefässtheil und einem stärkern, quergezogenen Siebtheil gebildet und verkehrt orientirt, d. h. der Siebtheil nach innen, gegen den Holzring, der Gefässtheil nach aussen gekehrt. Letzterer lehnt sich aussen unmittelbar an an die breite, ohngefähr ebene Innenfläche eines starken, im Querschnitt etwa halbmondförmigen Sklerenchymfaserbündels, und wird von dem Siebtheil derart umfasst, dass die Seitenränder dieses auch noch das Faserbündel berühren. Die Grenzschicht zwischen Gefäss- und Siebtheil bleibt nun als Cambium thätig, nach der Seite des ersteren zu Holz, nach der Seite des Siebtheils zu eine Bastzone, welche das Holz umfasst, bildend. Der Rindenstrang wächst auf diese Weise nach Art eines von seinem entsprechenden Baststrange umgebenen einzelnen normalen Holzstrangs, behält aber die verkehrte Orientirung bei. Er behält ferner die breit- und stumpf dreieckige Querschnittsform, welche er mit Hinzurechnung des Faserbündels von Anfang an hat, annähernd bei, abgesehen von irrelevanten Aenderungen, Unregelmässigkeiten, welche mit der Volumsvergrösserung eintreten. Im ersten und bis zum fünften Jahre etwa ist der Holztheil des Stranges gegen den Basttheil verschwindend klein, nur wenig Elemente stark, wenn der Querschnitt des letztern schon vielgliedrige Radialreihen zählt. Später nimmt er an Mächtigkeit erheblich zu; sein Bau wird der eines normalen, durch kleine Markstrahlen getheilten secundären Holzstrangs, selbst mit Jahresringen. Die ihn umgebende Bastzone besteht nur aus Weichbastelementen, und zwar mindestens vorwiegend parenchymatischen; Siebröhren sind noch aufzusuchen. Ihre älteren Schichten erfahren, in dem Maasse als sie von der Cambiumzone wegrücken, Dilatationsveränderungen wie im normalen Baste; sie werden durch ihr eigenes Wachsthum und den seitens der die Rinde umgebenden Peridermschicht ausgeübten Druck in die stark lacunöse Aussenrinde des Stammes hineingedrängt. Die äussere stark dilatirte Bastpartie, welche sich von der minder dilatirten jüngern scharf abgrenzt, ist Woronins' äussere Cambiumzone. Die allgemeine Rinde, welche den Strang umgibt, folgt seinem Wachsthum wie dem des Hauptholzrings durch Dilatation. Im Vergleich zu letzterem ist der Dickenzuwachs der Rindenstränge gering; in dem von Woronin unter-

1) Vgl. p. 267. Ausführliche Literaturangaben bei Woronin l. c.

suchten 23jährigen Stamm beträgt der gesammte Querdurchmesser des stärksten kaum 2 mm, bei 45—55 mm dickem Hauptholzring. Auf der Aussenfläche des Stammes bilden die Rindenstränge stumpfe schwache Vorsprünge. In dem von Mirbel untersuchten sehr alten, drei Zoll, also etwa 80 mm dicken Stamm hatten die vier Rindenstränge Kleinfingerdicke.

Eine Andeutung cambiogenen Dickenwachsthums findet sich auch an den concentrischen Rindenbündeln mancher Melastomaceen (vgl. p. 353), indem eine den Gefässtheil ringsumziehende Cambiumzone die Zahl der Elemente in radialer Richtung vermehrt. Erheblicher Zuwachs findet aber, wenigstens bei den untersuchten Arten, nicht statt, weil die Bündel frühzeitig mit der Aussenrinde als Borke abgestossen werden.

§ 190. Partielle Cambien mit verkehrter Orientirung ihrer Zuwachsproducte kennen wir durch Schmitz[1]) für das Rhizom von Rheum-Arten.

In den knolligen Aesten des Rhizoms von Rh. officinale bilden die collateralen Blattspurstränge einen normalen und durch ein normales Cambium weitergebildeten Bündelring, welcher ein mit der Stärke der Aeste an relativem Umfang zunehmendes grosses Mark umschliesst. Durch dieses verlaufen in der Jugend, in dicht übereinander stehenden, den Knoten entsprechenden Querzonen, quere Stränge, welche die Blattspurstränge miteinander verbinden und untereinander ebenfalls netzartig verbunden sind, theils durch quere Aeste, theils durch verticale, vorzugsweise in der Nähe des Holzrings verlaufende. Alle diese Verbindungsstränge sind Anfangs je ein Bündel von gestreckten Cambiformzellen und Siebröhren; sie stehen mit den Siebtheilen der Blattspurstränge in Continuität, da wo diese ins Blatt ausbiegen. Schon sehr früh tritt rings um jeden solchen Siebstrang eine Cambiumschicht auf und diese bildet nun nach der einen Seite parenchymreiche Holzstränge, nach der anderen Seite diesen correspondirende Weichbaststränge, beiderlei Stränge durch Markstrahlen getrennt. Und zwar schliesst die Bastbildung an den ursprünglichen Siebstrang an, die Bastschicht liegt an der Innenseite des Cambiums, die Holzschicht aber an der Aussenseite. Aus diesem ausgiebig fortschreitenden Wachsthum geht ein Strang hervor, welcher bis über 1 cm dick wird und immer die charakteristische verkehrte Anordnung von Holz und Bast behält. Die zahlreichen, mit demselben Farbstoff wie in der Wurzel (p. 533, 540) versehenen Markstrahlen geben seinem Querschnitt eine reiche radiale Streifung. Durchschnitte dieser Art stellen die für die Rhizomstücke der officinellen Rhabarber charakteristischen »Maserbildungen« oder »Strahlenkreise«[2]) dar. Das Dickenwachsthum der Maserstränge dauert auch nach vollendetem Wachsthum des Markes fort. Folge hiervon ist theilweise Verdrängung des Markes und Verschiebung der Stränge. Das Dickenwachsthum der Stränge reicht ferner bis zu ihrer Ansatzstelle an den ins Blatt austretenden Spurstrang und dauert im letzteren Orte auch dann fort, wenn der wachsende Holzring beide Theile umschlossen hat. Die Maserstränge liegen daher sowohl im Mark als in dem (parenchymatischen) Holze; sie laufen nach ihrer ursprünglichen Anordnung und der nachträglichen

1) Sitzungsber. der naturf. Gesellschaft zu Halle, Decb. 1874. Bot. Ztg. 1875, p. 361
2) Vgl. Wigand, Pharmacognosie. — Berg, Atlas, Taf. XII.

Verschiebung in sehr verschiedenen Richtungen, man findet ihre strahligen Querschnitte daher sowohl auf queren als auf in anderer Richtung geführten Durchschnitten durch das Rhizom. — Die Menge der Maserstränge ist durchschnittlich um so grösser, je dicker das Rhizom. Dieselbe Erscheinung fand Schmitz am Rhizom von Rheum Emodi, aber nicht an dem der andern bei uns cultivirten Arten.

§ 191. Erneuerte successive Zuwachsringe[1]) sind eine in sehr verschiedenen Einzelformen ziemlich verbreitete Erscheinung. Der allgemeine Gang des durch sie bezeichneten Wachsthumstypus ist folgender. Sowohl im Stamme als in Wurzeln beginnt der secundäre Zuwachs in jeder Hinsicht normal und schreitet eine oft lange Zeit hindurch ebenso normal fort. Dann tritt in dem Parenchym ausserhalb des normalen ersten Cambiums, meist von einzelnen Punkten anhebend und sich dann seitwärts ringsum ausbreitend, durch vorwiegend tangentiale Theilungen die Bildung einer nachträglichen Folgemeristemzone ein, in welcher sich mit Markstrahlen abwechselnde correspondirende Holz- und Baststränge differenziren. Dieselben sind für sich nach Art eines normalen dicotylen Zuwachsrings geordnet, Holz und Bast bleiben durch eine in Bezug auf sie ebenfalls normal orientirte Cambiumzone getrennt und erhalten durch diese weiteren Zuwachs. Ihr Bau ist dem des zugehörigen normalen Secundärzuwachses in allen wesentlichen Punkten gleich. Dem Holze fehlen also auch die Spiralgefässe. Mit dem Auftreten dieses zweiten Cambiums und Ringes ohngefähr gleichzeitig erlischt, wenigstens in den genauer untersuchten Fällen, das Dickenwachsthum des normalen ersten. Wie dieser, so kann der zweite im Wachsthum stehen bleiben und von einem ihm gleichen dritten ersetzt werden und der nämliche Vorgang durch unbestimmtzählige Ordnungen sich wiederholen.

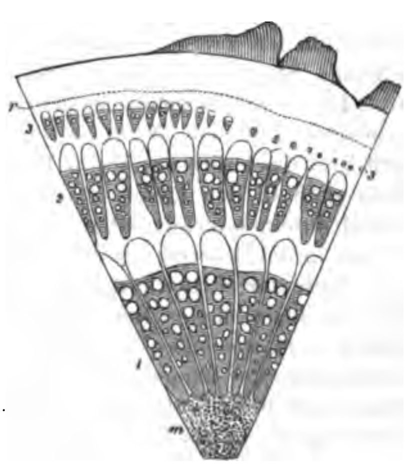


Fig. 233.

Die successiven, aus Holz, Bast und limitirtem Cambium bestehenden Ringe (Fig. 233) seien, wie schon geschehen, kurz Zuwachsringe genannt. Sie werden von einander getrennt durch ungleichnamige Gewebezonen, deren specielle

Fig. 233. Gnetum scandens. Stück eines Zweigquerschnitts (8). m Mark. 1, 2, 3 successive Zuwachsringe, der 3te rechts eben im Beginn der Ausbildung, links schon stärker entwickelt. r Steinsklerenchymring an der Innenseite der von rissigem Kork bedeckten Aussenrinde. — Rinde, Markstrahlen und Zwischenzonen sind weiss gelassen, die Baststränge desgleichen, aber durch eine einfache Linie begrenzt; die zugehörigen Holzstränge quer schraffirt, mit Aussparung der Querschnitte der grossen Tüpfelgefässe.

---

1) Vgl. die citirten Arbeiten von Gaudichaud, A. de Jussieu, Mettenius, Crüger, F. Müller, Bureau; ferner die in diesem Paragraphen zu citirenden von Decaisne, Nägeli, Radlkofer, Eichler, und § 192—195.

Qualität nach den zu beschreibenden Einzelfällen eine verschiedene sein kann. Die successiven Ringe können in Kürze concentrisch genannt werden, in sofern die einzelnen Abschnitte aller zu dem organischen Mittelpunkte des ganzen Stamm- oder Wurzelquerschnitts ähnlich orientirt sind. Streng zutreffend ist diese Bezeichnung nicht immer. Vielfach kommt stark excentrische Ausbildung, einseitige Förderung in verschiedenem Sinne vor. Nicht selten werden statt eines ringsum gehenden Ringes nur Abschnitte eines solchen gebildet, und diese dann oft soweit excentrisch, dass sie mit ihren Rändern an nächstinnere Ringe oder Abschnitte anstossen. In platten oder flügelkantigen Lianenstämmen, z. B. mancher Leguminosen[1]) kann man in den Kanten oft kaum mehr von Ringabschnitten, sondern eher von parallelen Streifen oder Bändern reden.

Da die Holztheile der Ringe wie bei normalem Holze meist die Hauptmasse bilden, die Basttheile relativ schwach sind, so bildet bei sehr dicht stehenden, kurzen, wechselnd nach verschiedenen Seiten sehenden und mit den Rändern immer an nächstinnere anschliessenden Ringabschnitten die Gesammtheit jener Holztheile in dem Stamm- oder Wurzelquerschnitt eine zusammenhängende Holzmasse, in welcher die zugehörigen Bastschichten zusammen mit den schmalen Zwischenzonen als bogige, unregelmässig concentrische, relativ schmale Streifen verlaufen. Sehr auffallend ist dies z. B. bei der von Müller l. c. Fig. 6 abgebildeten Securidaca, und der Fig. 7 l. c. dargestellten Hippocrateacee Tontelea. Nicht nur in den letzterwähnten Fällen, wo die successiven Ringabschnitte mit ihren Rändern unmittelbar in Berührung stehen, sondern auch in den Fällen regelmässigerer concentrischer Anordnung stehen die radial aufeinanderfolgenden gleichnamigen Zonen in directer Continuität, sei es nur in den Knoten, sei es an zahlreicheren Orten ihres Längsverlaufes.

Nach der Structur der einzelnen successiven Ringe, die ebenso wechselt wie die des normalen Holzes, nach der relativen Dicke jener und der Zwischenzonen, dem speciellen Bau der letzteren, nach den verschiedenen Graden der Centricität, der Länge, Orientirung, Krümmung, Randvereinigung successiver Ringe und Ringabschnitte, endlich nach der Gesammtform des Stamm- oder Wurzelquerschnitts kann der Bau der in Rede stehenden Theile in endloser Mannichfaltigkeit wechseln. Auf alle hier vorkommenden Fälle einzeln einzugehen, würde zu weit führen. Es mögen daher nur gelegentlich einzelne Beispiele theils in diesem, theils in den von Chenopodiaceen, Phytolacca, Cycadeen handelnden Paragraphen angeführt werden. Vgl. auch die Erklärung von Fig. 227. —

Bezüglich des Ortes der Entstehung der successiv erneuerten Zuwachszonen sind zwei differente Fälle zu unterscheiden

1. Der seltnere Modus ist der, dass alle auf die normale folgenden Zuwachszonen in der primären Aussenrinde entstehen. Er ist für Cocculus laurifolius von Decaisne[2]) entdeckt, später von Nägeli[3]), Radlkofer[4]), Eichler[5]) genau beschrieben worden und kommt den hierher gehörigen Menispermeen

1) Vgl. Crüger, Bot. Ztg. 1850, Taf. III, Fig. 19—21, Rhynchosia phaseoloides.
2) Mém. sur les Lardizabalées. Arch. du Muséum d'hist. nat. I (1839).
3) Beitr. I, l. c. 4) Flora 1858, 139.
5) Denkschr. d. bot. Ges. Regensburg, Bd. V, 1.

wohl allgemein zu; er findet ferner statt bei den unten noch zu besprechenden Cycadeen und in dem sonderbar gebauten Stamme der Avicennien.

Im jungen Aste von Cocculus laurifolius wird das enge Mark umgeben von einem normalen Holz- und Bastring wie bei Menispermum (p. 470), mit breiten Markstrahlen und relativ schmalen Strängen. Jeder Bastabschnitt letzterer wird gegen die Aussenrinde abgegrenzt durch einen mehrschichtigen Halbring derber sklerotischer Fasern. Die Aussenrinde ist vorwiegend parenchymatisch, etwa 7—9 Zellschichten einschliesslich der Epidermis stark, ohne besondere Eigenthümlichkeiten. — Das normale Dickenwachsthum der ersten Holz- und Bastzone dauert, soweit bekannt, 1—2 Jahre. Dann hört die Thätigkeit des Cambiums auf. Es beginnt nun in den 2—3 inneren Parenchymschichten der Aussenrinde radiale Streckung, gefolgt von tangentialen Theilungen, welch letztere vorwiegend, wenn auch nicht streng in centripetaler Richtung fortschreiten. Die Dicke der parenchymatischen Rinde steigt hierdurch auf 18—20 Zellenlagen. Von diesen bleiben 10—11 äussere unverändert. 3—4 darauf nach innen folgende Schichten werden zu derben, einen continuirlichen Ring bildenden Steinelementen. Innen von diesem Ring dauern die tangentialen Theilungen, und zwar in vorwiegend centrifugaler Progression fort. Einige der inneren so entstandenen Zellenlagen gehen in den Zustand dauernder, mässig derbwandiger Parenchymzellen über; sie bilden eine die Aussenseite der primären Bastfaserstränge umziehende continuirliche Zone, in welche sich die ihr im Bau ähnlichen primären Markstrahlen direct fortsetzen. Ausserhalb dieser Schicht bleibt ein zunächst nur 1—2 Zellenlagen starker Meristemring, in welchen sich nun weiter der zweite Zuwachsring differenzirt. Die Gliederung dieses ist der des ersten in allen Stücken sehr ähnlich; seine im Querschnitt etwa halbkreisförmigen Baststränge entbehren aber der Faserumkleidung. Nachdem der cambiogene Zuwachs des zweiten Rings eine Zeit lang gedauert, erlischt die Thätigkeit seines Cambiums, zwischen seiner Bastaussengrenze und dem Steinring entsteht ein neuer Zuwachsring auf dieselbe Art wie der zweite, und so successive weiter.

Die Figur 233 gibt von dem wirklichen Aussehen des Querschnitts der beschriebenen und nächstverwandter Stämme ein anschauliches, wenn auch, weil sie einer anderen Pflanze entnommen ist, nicht genaues Bild. —

In dem Stammbau der Avicennien (A. officinalis, nitida, tomentosa) sind mir Weichbast und Cambium an dem zu Gebote stehenden trocknen Material nicht ganz klar geworden, ich beschränke mich daher auf kurze Andeutungen. Der erste normale Zuwachsring umgibt ein weites Mark; sein unregelmässig undulirter Aussenrand wird durch einen nur wenig Unterbrechungen zeigenden Bastfaserring abgegrenzt von der grösstentheils zartparenchymatischen, zerstreute kurze und gestreckte Sklerenchymelemente enthaltenden Aussenrinde. Das Holz zeigt normale Dicotyledonenstructur und sehr regelmässige Radialreihung; die meist mehrreihigen Markstrahlen bestehen aus ziemlich dickwandigen Zellen und setzen sich an vielen Orten in dieser Structur bis zu dem Bastsklerenchymring fort; sie theilen daher als derbwandige Streifen die grösstentheils aus sehr zarten Elementen, mit nur einzelnen eingesprengten Fasern bestehende Bastzone in ungleich grosse, scharf hervortretende Abtheilungen. Der erste Ring wird kaum $1/3^{mm}$ dick. Dann folgt ein zweiter Zuwachsring, welcher innen direct an die oben genannte Faserzone grenzt, aussen begrenzt wird von einer durchschnittlich 1—2 schichtigen Sklerenchymzone, deren Elemente denen der Faserzone im Querschnitt ähnlich, aber kürzer sind als diese. An diese Zone schliesst sich ein dritter, dann successive zahlreiche Zuwachsringe immer in der gleichen Weise an. Auch die späteren bleiben schmal, an einem 5^{cm} dicken Aste z. B. durchschnittlich nicht breiter als $0,5^{mm}$.

Der Bau aller successiven Ringe ist dem des ersten ganz ähnlich; auch die Unterbrechung des Weichbastes durch derbwandige Radialstreifen ist überall vorhanden und zwar derart, dass sie nicht nur durch Markstrahlen, sondern hie und da durch gefässarme, bis zum äusseren Sklerenchymring reichende Holzstränge geschieht. Der Weichbast ist daher vielfach in einzelne, den Siebröhrensträngen von Strychnos ähnliche Stränge zerklüftet. Mit dem Auftreten des jüngsten Ringes hat der Dickenzuwachs des nächstinnern jedesmal aufgehört. Ueber die Entstehung der Ringe konnte nur soviel ermittelt werden, dass aussen von der Sklerenchymgrenze des letzten fertigen, in dem zarten Parenchym der Aussenrinde, eine Meristemzone erscheint. Wenn diese noch sehr schmal, jedenfalls nur

einige wenige Zellen breit ist, tritt der Sklerenchymring an ihrem Aussenrande auf, dass innen die Anfänge von Strängen und Markstrahlen und der Cambiumzone zwischen Holz und Bast. Durch den von letzterer ausgehenden Dickenzuwachs wird der äussere Sklerenchymring nach aussen geschoben. Die mehrerwähnten derbwandigen Unterbrechungen der Bastzone können kaum anders zu Stande kommen, als indem die Cambiumzellen selbst schliesslich zu derbwandigen Dauerelementen werden.

2. In der wohl überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist die Bastzone selbst der Entstehungsort der successiven Zuwachsringe; und zwar entweder ihre äusserste (primäre) Region, wie z. B. bei Phytolacca, oder äussere, ältere Zonen des Secundärbastes. So z. B. bei Wistaria chinensis, bei Lianenstämmen, welche als Bauhinia bezeichnet sind, und anderen, mit der von Crüger als Rhynchosia phaseoloides bezeichneten Leguminose übereinstimmenden. Ferner bei der von Müller (l. c. Fig. 6) als Securidaca und (Fig. 7) als Tontelea? abgebildeten, schon oben erwähnten Liane. Das Gleiche gilt für Gnetum, wenigstens für die Fig. 233 abgebildete Form, für Phytocrene, Fig. 227, nach Eichler für Doliocarpus Rolandri, und wohl auch für diejenigen sogleich zu nennenden Fälle, welche bezüglich der in Rede stehenden Frage noch nicht näher untersucht sind. —

Schon die genannten Beispiele zeigen, dass die hierher gehörigen Erscheinungen bei sehr verschiedenen Familien angehörigen und sehr verschiedenartiger Lebensweise angepassten Pflanzen und Theilen vorkommen. Zunächst treten auch sie in auffallender Verbreitung bei Lianenstämmen auf, und zwar wenigstens vorzugsweise bei windenden, nicht rankenden, wie Wistaria, Mucuna sp. (F. Müller) und anderen schon genannten Leguminosen; Comesperma und Securidaca volubilis aus der Polygaleen-Familie; Tontelea sp. (Hippocrateaceae); Cocculus, -Cissampelosarten und anderen Menispermaceen[1]; Doliocarpus und anderen Dilleniaceen[2]), Phytocrene, Gnetum; selten auch bei Aristolochien, wie die aus Schleiden's Grundzügen entnommene Fig. 219, p. 565 zeigt. Rankende Lianen sind übrigens nicht streng von der in Rede stehenden Bildung ausgeschlossen, wie ihr Auftreten in älteren Stämmen der Sapindaceen-Gattung Thinouia (p. 600) und der Bignoniaceen Haplolophium und Glaziovia (p. 591 zeigt. Auch die rindenständigen einzelnen Bündel, welche A. de Jussieu bei Anisostichus capreolata beschreibt, dürften hierher gehören. Andrerseits ist hervorzuheben, dass Lianen, welche mit den hier besprochenen Arten nächstverwandt sind, wie Menispermum canadense, die meisten kletternden Aristolochien keine erneuerten Zonen besitzen. Und ferner das Auftreten der letzteren nicht nur im Stamme der nicht kletternden Menispermee Cocculus laurifolius, sondern auch in anderen, nichts weniger als kletternden Formen, wie den schon genannten Avicennien, Phytolacca, Cycadeen, welchen noch Maerua uniflora (Capparidee) aus Ostafrika, mit einem der oben erwähnten Tontelea ähnlichen Stammbau hinzugefügt werden kann. Bei einigen Lianen: Wistaria, Menispermeen, Securidaca volubilis (Crüger) erstreckt sich der beschriebene Bau und Wachsthumsgang auch auf die Wurzeln; die meisten sind in dieser Beziehung noch nicht untersucht. Dagegen findet sich derselbe, soweit bekannt, als allgemeiner Familiencharakter, bei den Wurzeln der Phytolacca-Arten, Chenopodiaceen, Amarantaceen u. a., auch wenn der Stamm ein anderes Verhalten zeigt. Vgl. § 192.

1) Eichler, l. c. und in Flora brasiliens. Fasc. 38, p. 207, Taf. 50, 51. —
2) Crüger, l. c. — Eichler, in Flora brasiliens. Fasc. 31, p. 116. —

Auf die zum Theil gleichfalls hier anschliessenden Wachsthumserscheinungen von Convolvulaceen-Wurzeln wird § 194 zurückkommen.

§ 192. Die Familien der Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, Mesembryanthema, nach Regnault auch die Tetragonieen, und zwar soweit bekannt alle ihre Angehörigen, zeigen eine Reihe in bestimmten Hauptzügen übereinstimmender, im Einzelnen auch innerhalb der gleichen Familie und selbst Gattung mannichfach verschiedener Wachsthums- und Structuranomalien in Stamm und Wurzeln. Ihnen schliesst sich von den Phytolaccaceen Phytolacca an, während bei der dieser Familie zugezählten Gattung Rivina (R. brasiliensis und aurantiaca) Stamm und Wurzel normalen Bau und Zuwachs haben.[1]

Die gemeinsame Eigenthümlichkeit des Baues der in Rede stehenden Theile besteht darin, dass der secundäre Zuwachs, innerhalb der ringsum gehenden activen Cambiumzone, mehr als einen Kreis distincter, collateraler, begrenztes Wachsthum zeigender Gefässbündel enthält, welche in ungleichnamiges Gewebe, das allgemein als interfasciculares oder Zwischengewebe zu bezeichnen ist, eingesetzt sind.

Dieser Bau kommt, in seinen Einzelformen, auf verschiedenem Wege zu Stande.

1. Im Stengel tritt ein primärer Bündelring, in den Wurzeln der primäre axile Strang auf; in beiden zunächst ein normales und normal producirendes Cambium. Dann erlischt die Thätigkeit dieses und in seinem Umkreis treten in centrifugaler Folge successive erneute und erlöschende Cambien auf, deren jedes einen Kreis distincter Gefässbündel bildet. — Dieser Modus findet statt bei allen untersuchten Wurzeln hierher gehöriger Pflanzen mit Ausnahme der unter 3) zu nennenden; ferner im Stengel von Phytolacca und, nach Regnault's noch zu verfolgenden Angaben zu urtheilen, von Tetragonia und Sesuvium. Je nach dem Einzelfall sind die successiven Ringe verschieden vollständig und regelmässig.

2. In einer Anzahl von Stengeln ist zuerst ein primärer Bündelring vorhanden, bestehend aus Blattspursträngen und vielleicht manchmal auch Zwischenbündeln (p. 470); bei Amarantus-Arten (p. 259) kommen dazu markständige Blattspuren. Noch während der Ausbildung der — collateralen — Bündel

1) Literatur: Chenopodiaceen: Unger, Dicotyledonenstamm, l. p. 260 c. — v. Gernet, Ueber den Bau des Holzkörpers einiger Chenopodiac. Bull. soc. imp. de Moscou, 1859, I, p. 164. Daselbst citirt: Basiner, in v. Baer u. Helmersen, Beitr. z. Kenntn. d. russ. Reichs, Bd. XV. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, 410, 1864, 226. — Regnault, in Ann. sc. nat. 4. Ser. Tom. XIV. (1860).

Amarantaceen: Link, Elem. phil. bot. Ed. 2, 444. — Unger, Regnault, l. c. — Sanio, Bot. Ztg. 1864, 229.

Nyctagineen: E. Meyer, de Houttuynia, p. 40. — Unger, Regnault, l. c. — Nägeli, Beitr. I. p. 119. — Sanio, l. c. 1865, 197. — Finger, Anatomie u. Entw. von Mirabilis Jalapa. Diss. Bonn 1873. — Grönlund, Stammens og Grenens anatom. Bygning hos Neea theifera sammenholdt med andre Nyctagineer. Vidensk. Meddelels. nat. Forening Kjöbenhavn, 1872, p. 60.

Mesembryanthemum: Regnault, l. c. — Falkenberg, in Göttinger gel. Anzeigen, 1876, p. 99. Bot. Ztg. 1876, 817.

Phytolacca: Martins, Revue horticole 1855, p. 128 (Bot. Ztg. 1856, p. 582). — Treviranus, Bot. Ztg. 1856, 833. — Regnault, l. c. — Nägeli, Beitr. l. c. p. 26, 118.

tritt rings um die Aussenränder ihrer Siebtheile ein demnach extrafascicularer Cambiumring auf, welcher dauernd thätig bleibt und an seiner Innenseite abwechselnd collaterale Gefässbündel und Zwischengewebe bildet, an seiner Aussenseite eine schwache, nur aus Parenchym bestehende Bastschicht oder selbst gar keinen Bast. So in den untersuchten Stämmchen strauchiger Mesembryanthema, den Stengeln resp. Stämmen von Mirabilis. Oxybaphus und wohl aller Nyctagineen (Pisonia, Boerhavia, Bougainvillea, Neea; von Amarantus retroflexus, Celosia argentea, Alternanthera Verschaffeltii (Amarantaceen); von Chenopodium album, Atriplex patula, Salicornia herbacea.

Zwischen diesen beiden Haupt-Modi oder Typen sind folgende intermediär.

3. In der Wurzel von Mirabilis sind die Erscheinungen des secundären Zuwachses die gleichen wie bei 1 bis zum Auftreten der ersten erneuten Cambiumzone. Diese bleibt dann aber dauernd extrafascicular thätig nach dem Modus 2. Das gleiche Verhalten scheint den Wurzeln von Oxybaphus zuzukommen; die von anderen Nyctagineen sind nicht untersucht.

4. Die Stengel mancher Chenopodien, wie Ch. hybridum, Ch. murale verbinden den Typus 1 mit 2, indem in ihrem primären Bündelring anfänglich ein normales Cambium und ein normaler Secundärzuwachs auftritt wie bei 1, dieser aber bald erlischt und das weitere Dickenwachsthum nach dem Modus 2 durch eine ausserhalb der primären Siebtheile neu auftretende extrafasciculare Cambiumzone fortgesetzt wird. Blitum virgatum, Gomphrena decumbens und globosa, Froelichia gracilis verhalten sich ebenso; ihre schwach verdickten krautigen Stengel zeigen lange Zeit nur ganz normalen Zuwachs, die ausserhalb des Bastrings stehenden Bündel treten spärlich, oft gar nicht auf. —

Bei der nahen Beziehung zwischen 1 und 4 ist es am älteren Stengel nicht möglich zu unterscheiden, ob die ersten Stadien des Dickenzuwachses nach dem einen oder dem andern Modus stattfinden. Für Atriplex Halimus, Obione spec., Salsola Kali, Arthrocnemum fruticosum, Haloxylon ammodendron, Caroxylon arbuscula, Alternanthera spinosa, Aerva javanica, Achyranthes aspera, Pupalia Schimperiana, und nach Regnault's Angaben für die Tetragonieen Galenia, Trianthema und Tetragonella, von welchen die Anfangsstadien nicht untersucht wurden, kann daher hier nur gesagt werden, dass sie jedenfalls einem der beiden Typen angehören.

Es ist hier der Ort, über die angewendeten und anzuwendenden Ausdrücke zunächst eine Bemerkung einzuschalten. Der üblichen und in vorstehenden Capiteln gebrauchten Terminologie entsprechend ist jede normal orientirte und gebaute Zuwachszone auch für die vorliegenden Fälle mit den resp. Namen Cambium, Holz, Bast u. s. w. zu bezeichnen und hat auch die Anwendung dieser Benennungen auf successive erneute und erlöschende Ringzonen keine Schwierigkeit. Für diejenigen Fälle aber (2), wo die Orientirung der den secundären Zuwachs vermittelnden Meristemschicht von Anfang an eine andere ist als die normale, kann die Anwendbarkeit der anderweit geltenden Terminologie in Frage kommen. Auch wenn intermediäre Formen nicht vorhanden wären, ist es wohl auf alle Fälle passend, die Initialschicht jedes Secundärzuwachses auch hier überall Cambium zu nennen, zumal diese Schicht für sich allein immer — abgesehen von noch zu untersuchenden Specialdifferenzen, — die übrigen wesentlichen Eigenschaften normal orientirten Cambiums besitzt. Weil für die sub 2 bezeichnete besondere Orientirung ein besonderer Name erwünscht ist, so ist die Benennung extrafasciculares, d. h. ausserhalb des primären Bündelrings auftretendes Cambium gewählt worden. Geht man von obigen Erwägungen aus, so wird nun consequenter Weise auch für die Fälle extrafascicularen Cambiums der

secundäre Zuwachs, soweit er auf der Innenseite dieses in centrifugaler Folge entsteht, Holz, der centripetal auf der Aussenseite entstehende Bast heissen müssen. Der Bast ist hier, wie bei Strychnos, von dem normalen verschieden durch seinen Bau; das Holz desgleichen, es erinnert ebenfalls an die für Strychnos und Dicella beschriebenen Erscheinungen. Link nennt dieses Holz lignum hybridum, Bastardholz; es dürfte jedoch zweckmässiger sein, diesen auch von Sanio acceptirten wunderlichen Namen aufzugeben und jedesmal den nach den Einzelfällen ohnehin verschiedenen Sachverhalt präcise zu bezeichnen.

Der Bau der einzelnen Zuwachszonen ist, mit Ausnahme weniger unten noch etwas näher zu beschreibender Einzelfälle, noch sehr unvollkommen studirt und ferneren Untersuchungen um so mehr zu empfehlen, als in den Specialerscheinungen jedenfalls nach Arten und Gattungen sehr zahlreiche Differenzen vorkommen. Nachstehendes kann zunächst nur einige Andeutungen hierfür geben.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, sind der Bau jeder Cambiumzone, der Gang und die Richtung der Theilungen in derselben im allgemeinen und vorbehaltlich noch zu ermittelnder Einzelheiten die gleichen wie in den normalen Cambien. Das Nämliche gilt für die ursprüngliche radiale Richtung und die eventuellen späteren Verschiebungen der aus den Cambien successive hervorgehenden Gewebemutterzellen resp. Elemente. Für die Fälle extrafascicularen Cambiums ist diesen Sätzen noch hinzuzufügen, erstens dass dieses, soweit die Untersuchungen reichen, immer aus Tangentialtheilung einer einfachen, die Aussenränder der primären Siebtheile berührenden Parenchym- resp. Meristemschicht hervorgeht. Während nun die Differenzirung und Ausdehnung der von ihm umschlossenen Gewebe fortschreitet, speciell die Blattspurbündel auch durch Bildung neuer Elemente an der Grenze zwischen Gefäss- und Siebtheil nach Art collateraler Bündel zu wachsen fortfahren können (vgl. p. 406), beginnt der cambiale Dickenzuwachs. In centrifugaler Folge fortschreitende Längstheilungen der Cambiumzellen fügen radial geordnete secundäre Elemente den primären hinzu, die meisten derselben gehen direct, oder nach höchstens einmaliger weiterer Längstheilung in definitive Gewebeelemente über, sind also junge Holzelemente oder deren directe Mutterzellen. Auf diese Weise entstehen die Elemente des interfasciculären Gewebes, in manchen Fällen auch die der Gefässtheile der Bündel. An bestimmten Orten des Cambiumrings dagegen treten in einer oder in einigen nebeneinander liegenden, von dem Ringe selbst nach innen abgeschiedenen Gewebemutterzellen sofort rasch wiederholte mehrseitswendige Längstheilungen ein und bilden einen Initialstrang (vgl. § 115), aus welchem, in der für die collateralen Bündel allgemein angegebenen Weise, entweder ein ganzes Gefässbündel hervorgeht, oder der Siebtheil eines Gefässbündels, dessen Gefässtheil vorher durch die einfachen centrifugal fortschreitenden Tangentialtheilungen angelegt war. In beiden Fällen schreitet aussen von den Initialsträngen die einfache centrifugale Tangentialtheilung weiter fort, aussen von jedem derselben wird wieder Zwischenbündelgewebe angelegt, und mit der Entfernung des Cambiumrings vom Centrum wiederholt sich der gleiche Process; in demselben Querschnitt successive auf anderen Radien, in successiven Querschnitten mit solcher Stellung der Initialstränge, dass der zu beschreibende Längsverlauf der Bündel zu Stande

kommt. In dem Initialstrang, resp. dem aus ihm hervorgehenden Gefässbündel aber pflegt das Wachsthum noch anzudauern, wenn die Neubildung an seinem Aussenrande schon aufgehört hat. Man findet oft noch tangentiale Theilungen an der Grenzfläche zwischen Sieb- und Gefässtheil eines Bündels, wenn der Cambiumring von dessen Aussenrand schon durch mehrere nicht mehr in Theilung begriffene Zellschichten getrennt ist. —

Zu den centrifugal fortschreitenden cambialen Neubildungen kommen meist auch centripetale, also Bastbildung. So z. B. in strauchigen Mesembryanthema, Obione-, Halimus-Arten u. s. w. In manchen Fällen aber, wie in den ersten Internodien der Keimpflanze von Chenopodium album, Mirabilis Jalapa, ist mir das Auftreten centripetaler Theilungen zweifelhaft geblieben.

Holz und Bast bestehen, wie gesagt wurde, aus collateralen Gefässbündeln und Zwischengewebe. Die Anordnung letzterer ist, wenigstens in den extremen Fällen, verschieden je nach dem Vorhandensein successive erneuter Cambium- und Zuwachsringe oder eines dauernden extrafascicularen Cambiums.

In dem ersteren Falle sind die Bündel geordnet wie die Holz- und Baststränge eines normalen dicotyledonen Ringes. Jedem Holzstrang entspricht ein Baststrang, beide bilden miteinander ein collaterales Gefässbündel. Zwischen zwei Bündeln eines Ringes liegt ein Radialstreif von Zwischengewebe, welcher, mit Bezug auf den Ring selbst, einem normalen Markstrahl gleich ist; je zwei successive Ringe sind durch eine Zone von Zwischengewebe getrennt. Die Entstehung dieser Zone geht, wie unten an Beispielen dargestellt werden wird, von dem Aussenrande der sie innen begrenzenden Bastzone oder dem an diesen Rand aussen zunächst anstossenden Parenchym aus. — Die Bündel successiver Ringe stehen unter einander in Verbindung durch schräg radial verlaufende Aeste, deren Anordnung je nach den unten zu beschreibenden Einzelfällen eine verschiedene ist. Die Zahl der successive abwechselnden Zonen von Bündeln und Zwischengewebe stehen zu derjenigen der jährlichen Wachsthumsperioden in keiner constanten Beziehung, vielmehr wird innerhalb einer Vegetationsperiode eine nicht scharf bestimmte Mehrzahl successiver Zonen gebildet.

In dem zweiten Falle liegen alle Bündel im Holze und wechseln sowohl in radialer als in tangentialer Richtung mit Zwischengewebe ab; entweder so, dass sie in einem Querschnitt ganz unregelmässig in letzterem vertheilt erscheinen, wie z. B. in den starken Holzkörpern strauch- und baumförmiger Chenopodiaceen (Halimus, Arthrocnemum), Nyctagineen (Bougainvillea, Pisonia), Amarantaceen (Aerva, Pupalia[1])), Mesembryanthema; oder dass sie in einem Querschnitt zu unregelmässigen concentrischen Zonen innerhalb des Zwischengewebes geordnet erscheinen, wie bei Salsola, Haloxylon, Caroxylon; der Wurzel, zum Theil auch den Stengeln von Mirabilis. In wieweit diese Zonen bei Holzstämmen mit den Jahresproductionen in Beziehung stehen, ist fraglich, bei Mirabilis findet eine solche nicht statt. Der Länge nach verfolgt zeigen die Bündel sowohl in radialer als tangentialer Richtung Verbindungen untereinander; im Stengel von Mirabilis in den Knoten; in den übrigen untersuchten Fällen auch an andern Orten, indem sie, in undulirtem Verlauf nach beiderlei Richtungen,

1) Mit den genannten Gattungsnamen sind jedesmal speciell die dazu gehörigen oben genannten Arten gemeint.

zur Bildung gestreckter spitzwinkliger Maschen einander wechselnd näher und ferner treten.

Die histiologische Zusammensetzung der Gefässbündel ist im allgemeinen der für collaterale Bündel gültigen gleich, mit der Einschränkung, dass enge Spiral- und Ringgefässe nur den Blattspurbündeln eigen zu sein pflegen; nur die innersten, scheinbar markständigen Secundärbündel von Mirabilis und andern Nyctagineen besitzen gleich jenen ebenfalls Spiralgefässe. In den übrigen secundären Bündeln besteht der Gefässtheil aus Tüpfel-, bei saftig-fleischigen Theilen auch aus Netzgefässen, und noch näher zu untersuchenden parenchymatischen- und Faserelementen. Zwischen beiden letzteren stehen die Gefässe gewöhnlich in einer bis wenigen, mehr oder minder regelmässigen Radialreihen; seltner ein oder das andere Gefäss von den übrigen entfernt im Zwischengewebe. Bei manchen Mesembryanthema scheint minder regelmässige Anordnung vorzukommen, so dass die Gefässe in dem Zwischengewebe »unregelmässig zerstreut« erscheinen.[1]) Der Siebtheil ist im Stamm von Phytolacca vom Bau durchaus normalen typischen Weichbastes; in den andern untersuchten Fällen meist ganz vorwiegend parenchymatisch und mit nur sehr engen und vereinzelten Siebröhren. Diese können daher leicht übersehen werden und sind weiter zu untersuchen; wo ich sie genauer aufsuchte (Mesembryanthemum, Atriplex spec.), hatten sie typische Structur. In allen Fällen sind die Elemente des Siebtheils zu einer eng umschriebenen Gruppe vereinigt, nicht im weitern Umkreis zerstreut. Sklerenchymfasern sind in den secundären Siebtheilen bei keinem der untersuchten Fälle gefunden.

Das Zwischengewebe tritt in den extremen Fällen in zwei differenten Hauptformen auf, nämlich als dünnwandiges grosszelliges Parenchym oder in Form sklerotischer spindelförmiger Holzfasern. Ersteres ist wohl in allen Fällen saftig, reich an Assimilationsproducten und zeigt oft ein auch in weiter Entfernung vom Cambium lange andauerndes, mit Zelltheilungen verbundenes und den gesammten Bau wesentlich beeinflussendes selbständiges Wachsthum. Intermediäre Formen zwischen beiden genannten, derbwandigeres »Holzparenchym« u. s. w. fehlen nicht, bedürfen aber noch genauerer Untersuchung. Auch für die Vertheilung beider Formen gilt das letztere. Hält man sich nur an die hauptsächlichsten Erscheinungen, so treten für das Vorkommen der beiderlei Gewebearten folgende Regeln hervor:

1) Alles Zwischengewebe besteht aus zartem, grosszelligem, an Assimilationsproducten reichem Parenchym. Faserelemente kommen gar nicht vor (Wurzel von Mirabilis) oder nur in unmittelbarer Begleitung der Gefässe, also als Bestandtheile der Stränge. So bei den meisten hierher gehörigen fleischigeren Wurzeln, z. B. Beta; im Stamme von Phytolacca dioica.

2) Das Zwischengewebe besteht sowohl aus Parenchym als aus gestreckt spindelförmigen sklerotischen Faserelementen; und zwar

a) in den ungemein harten Hölzern der Sträucher und Steppenbäumchen aus den Gattungen Halimus, Caroxylon, Haloxylon u. s. w. und den derberen Stämmchen anderer Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, Mesembryanthema der Haupt- und Grundmasse nach aus letzteren; Parenchym scheint da-

1) Vgl. Falkenberg, l. c.

zwischen in kleineren Gruppen vertheilt zu sein, ähnlich dem Strangparenchym des normalen Holzes, was noch näher zu untersuchen. Es findet sich öfters in auf dem Querschnitt verschieden grossen radialen Streifen; ganz besonders aber fast immer in mehreren Schichten die Siebtheile der Gefässbündel aussen und seitlich umgebend — wo letztere in concentrische Zonen geordnet sind, also auch Parenchym- oder vorwiegend parenchymreiche Zonen bildend. Die Zellen dieses bündelbegleitenden Parenchyms sind theils gleich denjenigen des gewöhnlichen Strangparenchyms fester normaler Hölzer mässig dickwandig, getüpfelt; in den meisten Fällen aber bleiben die den Siebtheil zunächst umgebenden Schichten zartwandig, saftig. Sie füllen mit den Siebtheilen, ähnlich wie die Siebstränge von Strychnos, im Querschnitt rundliche oder oblonge Räume in der derben Holzmasse aus, welche Räume in den trocknen Hölzern in Folge von Schrumpfung des zarten Gewebes gewöhnlich zum grossen Theile leer sind. Ausnahmen von diesem Verhalten fand ich selten, z. B. bei der untersuchten Salsola. — Alle die genannten Elemente sind in den in Rede stehenden festeren Hölzern, soweit die Untersuchungen reichen, ziemlich regelmässig radial gereiht. Für das Holz von Neea gibt Grönlund zahlreiche Markstrahlen an.

b) wenig bemerkenswerth sind die Fälle, in welchen sowohl zartwandiges Parenchym als derbe Faserelemente grössere Massen bilden, welche im Querschnitt als unregelmässige concentrische Zonen oder Inseln mit einander abwechseln; ein Verhalten, welches z. B. bei Chenopodium hybridum vorkommt und von Falkenberg für manche Mesembryanthema angegeben wird.

c) Das zu Anfang der cambialen Thätigkeit gebildete Zwischengewebe nimmt bei extrafasciculärem Cambium in manchen Fällen ausschliesslich die Eigenschaften von Parenchym an, die Zellen dieses werden, im Zusammenhang mit noch andauernder starker Dehnung der von ihnen umgebenen Gewebemassen, unter erheblichem eigenem Wachsthum in der Richtung der Querdurchmesser, aus der radialen Anordnung mehr oder minder verschoben. Sie sind daher denen des primären Markes ähnlich geordnet und sie bleiben ferner gleich diesen und den primären Markstrahlen zartwandig, bilden daher mit diesen beiden Theilen eine zusammenhängende weit- und zartzellige Masse. Später, wenn die quere Dehnung des Markes und seiner Nachbarschaft aufhört, folgt auf das markähnliche Zwischengewebe dichtes, nach Art von a) gebaut und geordnet. Da dieses letztere sammt den in ihm stehenden Gefässbündeln dem gewöhnlichen Bilde dichten »Holzes« entspricht, so scheint es im Querschnitt den Holzring allein darzustellen, die von dem weitzelligen innern Gewebe umschlossenen, sowohl primären als secundären Bündel aber sammt und sonders markständig zu sein. Solche scheinbar markständigen Bündel sind von den eigentlich markständigen, d. h. innerhalb des primären Bündelrings stehenden zu unterscheiden (vgl. p. 258). Ihr Vorkommen scheint unter den in Rede stehenden Pflanzen nicht selten zu sein und zwar in zwei Hauptmodificationen. Einmal nämlich werden ausserhalb des primären Bündelrings eine Anzahl Schichten markähnlichen Zwischengewebes gebildet, zwischen den secundären Bündeln nur dichtes; nur der primäre Ring ist alsdann scheinbar markständig — im übrigen dem dichten Secundärring oft sehr genähert. So z. B. bei Chenopodium album, Atriplex patula, Celosia, Achyranthes; bei Amarantus-Arten zugleich mit eigentlich mäntarksdigen Blattspurbündeln. Andererseits tritt auch

noch zwischen den innern Secundärbündeln markähnliches Gewebe auf, so dass der Querschnitt ausser dem primären noch einen oder mehrere scheinbar markständige Bündelkreise zeigt, wie im Stengel von Mirabilis, Oxybaphus und wohl auch anderer Nyctagineen.

Ueber den Bau des Bastes ist für die Formen mit successiven erneuten Ringzonen oben schon das Nöthige gesagt, weil hier, wenn der Ausdruck erlaubt ist, jede Ringzone ihre eigene Bastschicht hat. Für die übrigen Formen sei wiederholt, dass die secundäre Bastschicht, wenn überhaupt vorhanden, soweit die Untersuchungen reichen, nur aus relativ wenigen Lagen radial gereihten Parenchyms besteht, in welchem nicht selten Krystallschläuche zerstreut sind. Bastfasern kommen, zerstreut oder einen dichten Ring bildend, nur in der Aussengrenze der primären Bastschicht der Stengel vor und fehlen bei vielen Arten auch hier; in dem secundären Baste sind sie bei keiner hierher gehörigen Pflanze gefunden.

Zur Veranschaulichung des Gesagten seien ein Paar Beispiele etwas eingehender beschrieben, wenn auch der Raum hier eine erschöpfende Beschreibung der ziemlich complicirten Erscheinungen nirgends gestattet.

1. Erstlich die strauchigen Mesembryanthema. Ich habe dabei besonders eine als M. virens Haw. bestimmte Form im Auge. Andere Arten verhalten sich, auch nach Regnault's und Falkenberg's Andeutungen, dieser im wesentlichen gleich, bei noch anderen, wie dem annuellen M. crystallinum, scheinen grössere Verschiedenheiten vorzukommen. Die Blätter stehen in decussirten Paaren. Der jedenfalls einfache Verlauf der Blattspurbündel ist nicht näher untersucht. In dem jungen, noch wenig gestreckten Internodium stehen dieselben um ein enges Mark zu einem im Querschnitt etwa stumpf rechteckigen Ringe geordnet. Die beiden kürzeren Seiten des Rechtecks werden von den zum nächstobern Blattpaare gehörigen Bündeln eingenommen, die beiden längeren von höher herabkommenden. Die Bündel sind collateral. Ihre Siebtheile werden umgeben von einer rings um den ganzen Ring laufenden mehrschichtigen Zone enger, collenchymatisch-dickwandiger Elemente, und an diese Zone grenzt nach aussen die dicke, grosszellige, von dem p. 309 erwähnten Gefässbündelnetz durchzogene Aussenrinde. Die innerste Grenzschicht dieser (Pleromscheide) ist als Stärkeschicht entwickelt (vgl. p. 431). — Bevor die Ausbildung der Blattspurbündel ihr Ende erreicht hat, beginnen in einer äusseren (aber nicht der äussersten) Schicht der Collenchymzone, also extrafascicular, die cambialen Tangentialtheilungen, und zwar, soweit ich unterscheiden konnte, zuerst an den langen, dann an den kurzen Seiten des Rechtecks, um sich von diesen vier Ausgangsorten über eine ringsumgehende Zellschicht fortzusetzen. Die Tangentialtheilungen und die radiale Reihung ihrer Producte sind von Anfang an sehr regelmässig und bleiben so, weil letztere und das Cambium der mässigen Ausdehnung der innen liegenden Theile überall gleichmässig folgen. Aussen von dem Blattspurkreis wird zunächst eine vielschichtige Zone regelmässig radial geordneten Zwischenbündelgewebes — bei M. virens sklerotische Elemente — gebildet. Weiter nach aussen treten dann in dem mit Ausnahme der zartwandigen Siebtheilumgebung sklerotisch werdenden Zwischengewebe die Gefässbündel auf, im Querschnitt in unterbrochene und unregelmässige, öfters zwischen einander greifende concentrische Ringzonen geordnet. Die Gefässe der Bündel gehen wenigstens zum grössten Theil aus den einfachen cambialen Tangentialtheilungen direct hervor. Ist durch diese der Gefässtheil eines Bündels gebildet, so wird an dessen Aussenseite ein Initialstrang hinzugefügt, aus dessen lebhaften Theilungen der zarte Siebtheil hervorgeht; ob vielleicht auch noch die äussersten Gefässe des Bündels, vermag ich nicht zu sagen. Centripetale Theilungen des Cambiums erzeugen bei Mes. virens, in nicht genau ermittelter Succession, eine aus radial gereihten gestreckten Parenchymzellen gebildete secundäre Bastschicht. Bei Stämmchen, deren Radialreihen im Secundärholz über 50 Elemente zählten, fanden sich nur fünf Zellen in einer Radialreihe des Bastes. — Nach vollendeter Streckung des Internodiums, und bevor der erste Ring secundärer Gefässbündel gebildet ist, wird die dicke Aussenrinde abgestossen

durch eine Peridermbildung, welche von der Stärkeschicht ausgeht; und zwar ist die hierbei auftretende Korkzellenlage über den breiten Seiten des Bündelrings mehrschichtig und aus tangentialer Theilung der Stärkeschicht hervorgegangen; über den schmalen Seiten dagegen streckenweise einschichtig und anscheinend direct durch Verkorkung der Stärkeschicht, ohne vorherige Theilungen entstanden.

Die Wurzeln der Mesembryanthema sind nicht näher untersucht.

2. Aus jedem der paarweise opponirten und decussirten Blätter der Laubsprosse von Mirabilis Jalapa und longiflora (Fig. 234, 235) treten drei Spurstränge in den Stengel ein, ein medianer (m) und zwei laterale (l). Sie verlaufen durch ihr Internodium radial senkrecht, am nächstuntern Knoten vereinigt sich jede Spur zu einem einzigen Strang (v), welcher, etwas tiefer ins Mark einspringend, durch das nächste Internodium senkrecht ab-

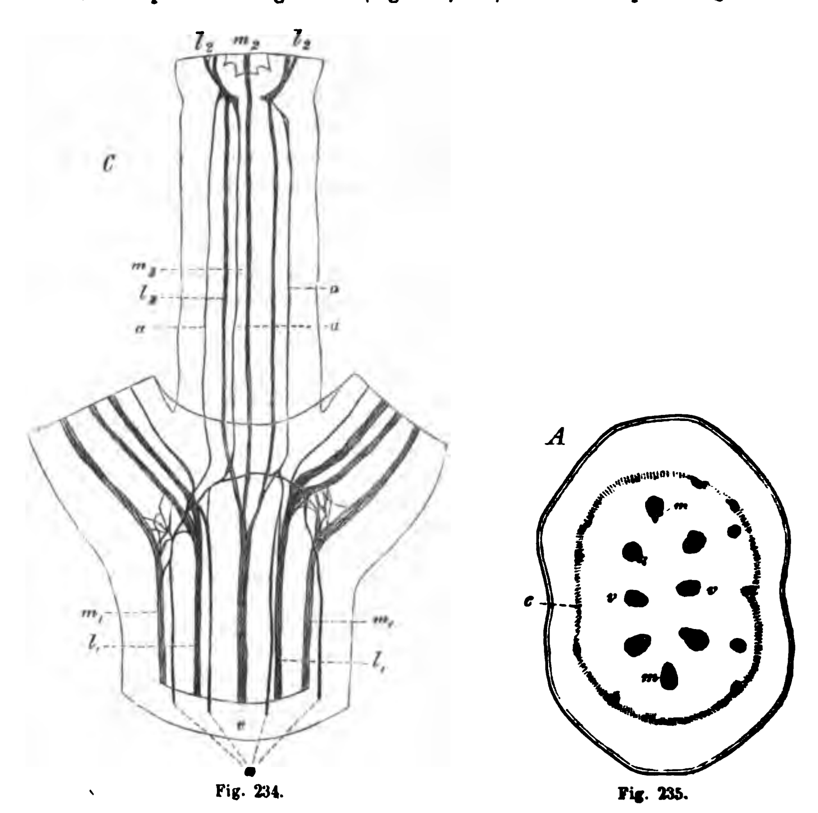


Fig. 234. Mirabilis Jalapa, Keimpflanze, erster und zweiter epicotyler Knoten; über letzterem der Vegetationspunkt mit dem soeben angelegten dritten Blattpaar durch die zugekehrte Blattbasis durchschimmernd; das Präparat in Kali und Glycerin durchsichtig gemacht, die eine Längshälfte von aussen gesehen und die Gefässbündel in derselben eingezeichnet, m_1 Medianstränge der Blätter des ersten, m_2 Medianstrang des zugekehrten Blattes des zweiten Paares. l_1, l_2 laterale Spurstränge des ersten resp. zweiten Blattpaares. v vereintläufiger Spurstrang. a, a secundäre, scheinbar markständige Stränge.

Fig. 235. Mirabilis Jalapa, Querschnitt durch das junge erste epicotyle Internodium (40). m Medianstränge, v vereintläufige Stränge der durch das Internodium verlaufenden Blattspuren; zwischen m und v jederseits zwei Lateralstränge. c extrafasciculares Cambium; die nach innen vorspringenden Verbreiterungen desselben sind initiale Secundärstränge; zwei der letztern sind durch eine (weiss gelassene) Parenchymschicht vom Cambium getrennt.

steigt, um sich am zweituntern Knoten an die hier vereintläufig werdenden Spuren anzusetzen, anfangs einseitig ausbiegend an eine derselben, dann mittelst eines später entstehenden zweiten Schenkels auch an die anderseitige. Der Querschnitt des jungen Internodiums (s. Fig. 235) zeigt daher zuerst acht Stränge um ein Markprisma geordnet: an jeder dem nächstobern Blattpaar entsprechenden Seite die drei Spurstränge des darüber stehenden Blattes; und mit diesen beiden Spuren alternirend, etwas mehr nach dem Centrum geschoben, die einander gegenüberliegenden vereintläufigen Stränge vom zweitobern Blattpaare. Etwas später treten im Internodium, aussen von dem achtzähligen Bündelringe, neue Bündel auf, und zugleich ist noch etwas weiter nach aussen ein grösstentheils einschichtiger Meristemring, der extrafasciculare Cambiumring (*c*), sichtbar, welcher sich durch die geringe Querschnittsgrösse seiner Zellen von dem mittlerweile grosszellig gewordenen Parenchym an seiner Aussen- und Innenseite scharf abhebt. Betrachten wir zunächst den Längsverlauf der mit dem Cambiumring zugleich sichtbar werdenden neuen Bündel und der nachher noch zu besprechenden etwas später auftretenden (Fig. 234, *a*), so gehen dieselben, aussen von den Blattspursträngen und ohne ganz bestimmte Stellung zu diesen, ringsum in 1 bis 2 Kreise gestellt, senkrecht durch das Internodium. In dem dieses oben und unten begrenzenden Knoten setzen sie sich an die austretenden lateralen Spurstränge an und treten alsbald auch durch eine bogige Queranastomose mit einander in Verbindung. Später wird dieser Ansatz durch das Auftreten sehr zahlreicher Verbindungsästchen im Knoten undeutlich.

Die ersten 1—2 dieser ausserhalb der Blattspuren stehenden Bündel waren immer mit dem Cambiumring zugleich und von ihm durch eine schmale Parenchymzone getrennt als junge Initialstränge sichtbar, es ist aber kaum zweifelhaft, dass sie gleich den nächstfolgenden aus jenem selbst hervorgehen. Sobald der Cambiumring deutlich ist, werden in ihm nämlich successive neue Initialstränge gebildet, welche sich zu den rings um die Blattspuren gestellten Bündeln entwickeln. Eine, vielleicht auch einige nebeneinander liegende Zellen des Cambiumrings theilen sich tangential; aus der oder den inneren geht durch mehrseitwendige Längstheilungen ein Initialstrang hervor, während die äusseren Zellen die centrifugale Tangentialtheilung fortsetzen. Diejenigen Producte der letztern, welche dem Initialstrang aussen angrenzen, nehmen sofort die Eigenschaften relativ weiter Parenchymzellen an, der Initialstrang wird daher von dem successive nach aussen rückenden Cambiumring durch Parenchym getrennt.

Auch zwischen den Initialsträngen findet, mit ihrer Anlegung gleichzeitig, in centrifugaler Folge Parenchymbildung seitens des Cambiums statt. Indem diese langsam andauert, legt der nach aussen rückende Cambiumring an successive wechselnden Punkten seiner Peripherie, in der beschriebenen Weise eine Anzahl neuer Initialstränge an, es gehen somit aus der centrifugal fortschreitenden Thätigkeit desselben jene unregelmässigen, durch zart- und weitzelliges Parenchym getrennten Kreise von Gefässbündeln hervor, welche den Blattspurring umgeben. Die Zahl dieser Bündel ist nach der Stärke der Internodien sehr verschieden, in schwachen Keimpflänzchen oft kaum 8—10, (Fig 236) in starken blühbaren Trieben 2—3mal soviel. Während der beschriebenen Processe dauert in der Mitte des Internodiumquerschnitts das Wachsthum in der Richtung der Querdurchmesser zunächst fort. Die Gefässbündel vermehren Zahl und Grösse ihrer Elemente nach dem gewöhnlichen

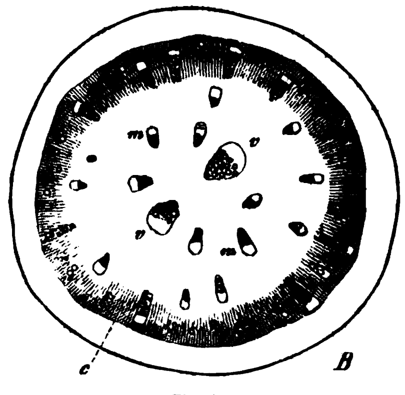


Fig. 236.

Fig. 236. Mirabilis Jalapa. Querschnitt durch das erste epicotyle Internodium eines kleinen, aber schon mehrere Internodien hohen Exemplars (15). *v* und *m* wie in Fig. 235, neben *m* die Lateralstränge. Rings um die 8 Spurstränge 9 scheinbar markständige in dem weiss gelassenen Parenchym. Weiter nach aussen der dichte Holzring. *c* Cambiumzone.

Modus — zumal die vereintläufigen Spurstränge (*v*) zeichnen sich meist bald durch beträchtliche Stärke aus; die Zellen des gesammten interfascicularen Parenchyms nehmen überall an Weite zu. Die unmittelbar aus dem Cambium hervorgegangenen Zellen müssen daher aus ihrer ursprünglichen radialen Richtung verschoben werden, und werden dies um so mehr, als die cambialen Theilungen augenscheinlich relativ langsam fortschreiten. Sogar die Zellen des Cambiumrings selbst zeigen vielfach unregelmässig verschobene Anordnung. Schliesslich tritt ein Stadium ein, in welchem die Dehnung des innern Parenchyms aufhört und zugleich die Zelltheilungen im Cambium, ohne ihre Progression zu ändern, rascher und ausgiebiger erfolgen. Es wird daher nunmehr ein Zuwachsring gebildet, welcher aus regelmässig radial gereihten, relativ engen Elementen besteht; und zwar einerseits einer von sklerotischen gestreckten Zellen gebildeten Grundmasse, andrerseits in diese Grundmasse eingesetzten Gefässbündeln, für deren Entstehung und Stellung im Wesentlichen, und ohne auf alle Einzelheiten Rücksicht zu nehmen, das Gleiche wie oben für Mesembryanthemum ausgesagt werden kann. Das ältere Internodium zeigt daher scheinbar markständige Bündel innerhalb eines dichten Holzrings (Fig. 236).

An den dünnen ersten Internodien des Hauptstengels von Keimpflanzen sah ich zuerst kein Bastparenchym von dem Cambium nach aussen abgeschieden werden. Später kann dies eintreten und an den erstarkten Pflanzen ist es immer oder der Regel nach der Fall. Aehnliche, übrigens einfachere Verhältnisse kommen nach Nägeli's Beschreibung bei Pisonia hirtella vor; auch die complicirteren Erscheinungen, welche Nägeli am Internodium von Boerhavia scandens und Bougainvillea spectabilis angibt, werden hier anzuschliessen sein.

Das Dickenwachsthum der Wurzel von Mirabilis beginnt nach dem Modus normaler Dicotyledonen. Vgl. p. 488. Der Gefässstrang ist selten tetrarch[1]), meist diarch, letzterer Fall sei hier allein berücksichtigt. Vor jeder Fläche der Gefässplatte entsteht in der normalen Weise ein parenchymreicher Holz- und Baststrang, vor jeder Kante ein breiter Haupt-Markstrahl. In dem Pericambium wird gleichzeitig ein Periderm angelegt, welches die Aussenrinde abstösst. Der Hauptmarkstrahl besteht ausschliesslich, der Bast grösstentheils aus radial gereihten und sich allmählich in derselben Richtung stark dehnenden Parenchymzellen, welche miteinander eine mächtige Schicht innerhalb des Periderms bilden. In dem peripherischen Theile dieser Schicht, nahe der Phellogenzone des Periderms, tritt dann, wenn die Wurzel stärker anzuschwellen beginnt, ringsum Tangentialtheilung ein und wird durch diese ein neues (erneutes) Cambium gebildet. Die bildende Thätigkeit des ersten, normalen lässt hiermit nach, um bald ganz aufzuhören. — Das zweite Cambium setzt nur das secundäre Dickenwachsthum der Wurzel zeitlebens fort; es bildet durch ganz vorwiegend centrifugal fortschreitende Tangentialtheilungen wechselnd radial geordnetes Parenchym und Gefässbündel. Letztere sind in radialer und tangentialer Richtung zu spitzwinkligen Maschen verbunden, und im Querschnitt in ziemlich regelmässige Ringzonen geordnet, welche mit bündelfreien abwechseln und von diesen auch durch geringere Radialstreckung des Parenchyms verschieden sind, daher sehr in die Augen fallen. —

Wesentlich die gleichen Zuwachserscheinungen treten auf in dem an der rübenförmigen Verdickung der Hauptwurzel theilnehmenden hypocotylen Stengelgliede, dessen irrelevante Besonderheiten hier unerörtert bleiben mögen.[2])

3. Bei der in den untersuchten Fällen immer mit diarchem primärem Gefässbündel versehenen Wurzel der als Rüben cultivirten Formen von Beta beginnt das secundäre Dickenwachsthum wesentlich wie bei Mirabilis und schreitet eine Zeit lang in normaler Weise fort. Das den Aussenrand der primären Bastgruppen umgebende Rindenparenchym wird hierbei vor den beiden secundären Strängen erheblich mächtiger als vor den Kanten der primären Gefässplatte; ob, wie van Tieghem angibt, in Folge einer Phellodermbildung, welche von dem als Phellogenschicht thätigen Pericambium ausgeht, oder in Folge lebhaften Wachsthums der innerhalb des Pericambiums gelegenen parenchymatischen Elemente des primären Bastes (d. h. der primären Siebstränge), will ich nicht entscheiden. Nach einiger Zeit, bei der Hauptwurzel von B. vulgaris wenn sie beiläufig $^1/_2$mm dick ist, beginnt in dieser peripherischen Parenchymschicht jeder Seite die Bildung einer neuen Cambium-

1) van Tieghem, Symmétrie de structure, l. p. 487 c.
2) Vgl. van Tieghem, l. c.

zone, indem eine Ringschicht von Zellen regelmässige successive Tangentialtheilungen zeigt. Indem sich dieser Process von der Mitte der beiden bezeichneten Stellen seitwärts gegen und über die beiden Hauptmarkstrahlen fortsetzt, entsteht eine ringsum geschlossene, in lebhafter, reciproker Tangentialtheilung begriffene Cambiumzone, in dieser differenziren sich Holz- und ihnen correspondirende Baststränge und Markstrahlen, welche wesentlich nach dem Modus des normalen Dickenzuwachses weiter gebildet werden. Später steht das Wachsthum dieser zweiten Zuwachszone still und dieselbe wird ersetzt durch eine neue ihr gleich werdende, deren Entstehung schon vorher, an der Aussengrenze der grösstentheils parenchymatischen zweiten Bastschicht begonnen hat mit Tangentialtheilungen, welche an zerstreuten Punkten anheben und sich von diesen aus seitwärts ringsum ausbreiten. Indem sich der gleiche Vorgang wiederholt, entstehen in der Runkelrübe jene bekannten concentrischen, von Markstrahlen unterbrochenen Holzringe, welche mit grösstentheils parenchymatischen Bastzonen regelmässig abwechseln, und deren Zahl an einer starken jährigen Rübe sechs und mehr betragen kann. In dem Maasse als die Ringe von der Mitte entfernt und hierdurch weiter sind, nimmt die Zahl der Holz- und Baststränge in ihnen zu.

Zwischen den Strängen successiver Ringe finden sich schräg aufsteigende radiale Verbindungsstränge. Ausserdem kann statt eines Rings hie und da ein grösserer oder kleinerer Ringabschnitt auftreten, welcher sich dann mit seinen Rändern an den nächstinnern anschliesst. Auch hier nimmt die hypocotyle Axe unter ähnlichen Erscheinungen wie die Hauptwurzel an der Bildung der Rübe Theil. —

Zu den beschriebenen Erscheinungen cambialer Neubildung treten bei der Rübe jene oben angedeuteten, den definitiven Bau beeinflussenden Wachsthumserscheinungen des älteren, von dem jedesmal activen Cambium schon entfernten Parenchyms. Schon an jungen Wurzeln, an welchen die Bildung der innersten Zuwachszone begonnen hat, sieht man nicht selten die Verbindungszellen (vgl. p. 365), welche die primäre Gefässplatte von den secundären Holzsträngen trennen, sich in die Quere dehnen, theilen, und hiermit einem Parenchymstreifen den Ursprung geben, welcher zwischen die secundären Holzstränge und die primäre Platte eingeschoben ist, beiderlei Theile von einander trennt. Diese Erscheinung kann an beiden oder nur einer Fläche der Platten auftreten. Mit dem weiteren Wachsthum der Wurzel kann der eingeschobene Streif bis 2mm breit werden. Nach aussen geht er continuirlich über in das mit ihm wachsende Parenchym der Umgebung, speciell der Hauptmarkstrahlen. Auch das übrige innere Parenchym, sowohl das den Holzringen angehörige als dasjenige, welches die Hauptmasse der Bastzonen bildet, hat ein unter langsamer Zelltheilung lange nach Auftreten nächstäusserer Cambiumringe andauerndes Wachsthum, dessen Grenzen nicht näher ermittelt sind. In Folge des Wachsthums der Bastzonen in radialer Richtung rücken die successiven Holzringe mehr und mehr auseinander; und die Volumzunahme des Parenchyms in dem einzelnen Holzring entfernt die nicht parenchymatischen Elemente dieses sowohl in Richtung des Radius als der Peripherie von einander; speciell werden die Maschen, welche von den Strängen gebildet werden, durch Dilatation der Markstrahlen erweitert. Ob hierbei ein Mitwachsen der nicht parenchymatischen Holzelemente stattfindet wie in den rindenläufigen Bündeln von Cycas (§ 195), ist unentschieden.

4. In dem Stamme von Phytolacca dioica ist selbstverständlich der Anfang des Zuwachses ein anderer als in den Wurzeln. Der erste Cambiumring tritt in normaler Weise auf in dem von den Blattspursträngen (vgl. p. 259) nebst Zwischenbündeln gebildeten primären Ringe. Die durch die Aussenränder der primären Siebstränge bezeichnete Peripherie dieses wird aussen zunächst umgeben von etwa 2—3 Parenchymschichten; noch weiter nach Aussen folgt ein ziemlich geschlossener Bastfaserring, an welchen dann das grosszellige Parenchym der Aussenrinde anschliesst. Der Bastfaserring ist als Grenze der primären Bastschicht zu betrachten. — Die ihm zunächst innen angrenzenden soeben genannten Parenchymlagen zeigen hinfort, wenigstens vorwiegend, gleich der Aussenrinde nur Dilatationswachsthum. In den auf sie nach Innen folgenden Parenchymzellen dagegen, welche also dem Rande der Siebbündel angehören, beginnt, wenn der Zuwachs vom ersten Cambiumring aus eine Zeit lang gedauert hat, starke radiale Dehnung und sofortige tangentiale Theilung. Diese Vorgänge heben an einzelnen, nicht näher bestimmten Punkten der Peripherie an und setzen sich von diesen aus seitwärts über Markstrahlen und Stränge fort zur

Bildung einer die genannte Erscheinung zeigenden Ringschicht. Soweit die Untersuchungen reichen, ist es nur eine, höchstens stellenweise zwei Schichten von Zellen, aus welchen diese hervorgeht. Nach mehreren successiven Tangentialtheilungen hört an der Innenseite der in Rede stehenden Schicht die Theilung auf, ihre Producte wachsen zu stark radial gestreckten Parenchymzellen heran, welche die radiale Reihung, in welcher sie entstanden, ziemlich genau beibehalten. In dem äusseren Theil der Ringzone dauert die Tangentialtheilung an, es treten die Anfänge correspondirender Holz- und Bast- resp. Gefässbündel, mit Markstrahlen alternirend, auf, zu einem Ringe geordnet, welcher nach Art des ersten, durch ein normales Cambium normalen Zuwachs erhält. An der Aussengrenze dieses zweiten, äussern Ringes entsteht auf dieselbe Weise, wie er entstanden ist, später ein dritter und eine diesen vom zweiten trennende Parenchymschicht, derselbe Vorgang kann sich durch fernere Ringordnungen wiederholen. In jedem Ring erlischt die neubildende Thätigkeit seines Cambiums ohngefähr gleichzeitig mit dem Auftreten des nächstäussern. So entstehen die vielbeschriebenen concentrischen und durch breite Parenchymzonen von einander getrennten Gefässbündelringe, deren jährlich gebildete Zahl in einem starken Aste oder Stamm auf sechs und mehr steigen kann. In noch höherem Grade wie in der Betawurzel sind hier die Ringe oft unvollständig und unregelmässig. Verbindungsstränge zwischen den successiven Ringen befinden sich, nach Nägeli, nur in den Knoten.

§ 193. Bei den bisher beschriebenen Anomalien findet der Dickenzuwachs theils dem normalen entsprechend in centrifugaler Progression statt, das Wachsthum der innerhalb des jedesmal activen Cambiums gelegenen Gewebe ist, von pathologischen Möglichkeiten abgesehen, bald beendet, erloschen. Oder es wurde wenigstens ein anderes Verhalten für manche bisher beschriebene Fälle nur gelegentlich angedeutet. Auf diese ist jetzt im Zusammenhang mit anderen zurückzukommen.

Es gibt eine Menge von parenchymreichen Stämmen und Wurzeln, in welchen das alte, von dem activen Cambium weit entfernte Parenchym in allen Regionen des Querschnitts nicht nur die Fähigkeit des Wachsthums und der Neubildung behält, und etwa bei Verwundungen und dergleichen hervortreten lässt, sondern auch in der intacten Pflanze wirklich andauernd wächst, Volumen und Zahl seiner Zellen vermehrt, und Folgemeristeme erzeugt, aus welchen Holz-, Baststränge, Cambien hervorgehen können. In wieweit die fertigen, nicht parenchymatischen Elemente diesem Wachsthum etwa folgen, ist nirgends genau untersucht, wenn man die nicht streng hierher gehörigen Erscheinungen bei Cycadeen (§ 195) bei Seite lässt. Soweit der Augenschein lehrt, verhalten sie sich meistens passiv.

Den bezeichneten Wachsthums- und Neubildungserscheinungen verdankt eine Anzahl der sonderbarsten Anomalien ihre Entstehung; theils wiederum bei Lianenstämmen, theils bei fleischigen dicken Wurzeln und manchen nicht kletternden parenchymreichen Stämmen.

Von der ersten Kategorie, den Lianenstämmen, gibt Crüger eine Anzahl hierher gehöriger Erscheinungen an, welche noch genauerer Untersuchung bedürfen. So sollen die parenchymatischen Zwischenzonen zwischen den ältern successiven Zuwachsschichten von Securidaca volubilis dauernd breiter werden, während für dieses Wachsthum Raum geschaffen wird durch Verbreiterung der radialen Parenchymstreifen in den ausserhalb befindlichen Ringen. Für Dilleniaceen berichtet Crüger Aehnliches.

Viel weiter gehende, die gesammte Gewebeanordnung und selbst die Gestalt der Stämme wesentlich verändernde Wachsthums- und Neubildungsprocesse kommen den Bauhinien, manchen Malpighiaceen, Urvillea, Bignoniaceen zu.

Der anfangs regelmässig gebaute und zusammenhängende Holzkörper wird hier durch Wachsthum, d. h. Dehnung und Zellentheilung von Mark- und Holzparenchymstreifen in Stücke zersprengt, welche innerhalb der Parenchymmassen ein selbständiges Dickenwachsthum mittelst sie umgebenden, theilweise jedenfalls neugebildeten, nach der dem Holze abgekehrten Seite auch Bast bildenden Cambiums besitzen. Zu der wiederholten Spaltung der vorhandenen kann dann noch die Bildung neuer, selbständig weiter wachsender Holzstränge, aus Folgemeristem hinzukommen.

Die oben p. 590, 591 für bestimmte Bignoniaceen-Genera angegebene Spaltung des Holzkörpers kömmt z. B. in dem einfachen und übersichtlichen Falle von Anisostichus capreolata (Fig. 237) zu Stande, indem nach Jahre langer Stabilität im Marke Dehnung und Theilung der Parenchymzellen beginnt, und, vom Marke aus sich radial nach den vier Bastplatten ausbreitend, den Holzkörper in seine vier Hauptabschnitte sprengt. Die von Anfang an im Dickenwachsthum zurückgebliebenen Holzabschnitte werden von den angrenzenden Hauptabschnitten beiderseits abgesprengt oder bleiben mit dem einen verbunden, je nachdem beide sie begrenzende breite Markstrahlen oder nur einer derselben an der Parenchymdehnung sich betheiligen. Auch die vier Bastplatten, resp. ihre parenchymatischen Theile erfahren Verbreiterung; sie werden jedoch wiederum eingeengt dadurch, dass die abgesprengten zurückgebliebenen Holzsegmente auf ihrer Aussenseite beträchtlichen Zuwachs erfahren und fächerförmig verbreitert in die Bastplatte hineinwachsen, und dass auch von den Seitenrändern der Hauptholzabschnitte fächerförmige Excrescenzen hervorwachsen. Jede Holzexcrescenz geht von einem entsprechenden Cambiumabschnitt aus, die der kurzen zurückgebliebenen Abschnitte jedenfalls von dem ursprünglichen, die der Seitenränder der grossen Abschnitte von neuentstandenen; jeder Holzexcrescenz entspricht ferner wenn auch schwache Bastproduction seitens des Cambiumabschnitts. Viel weiter als hier beschrieben und abgebildet ist, wurde der Vorgang bei A. capreolata, wie es scheint auch von Anderen, nicht beobachtet. Bei anderen Bignonien dagegen [1]) geht erstlich Sprengung des Holzkörpers weiter; derselbe zerfällt successive in zahlreiche, seinen Dichotomien im allgemeinen entsprechende Abschnitte, welche durch radiale Parenchymstreifen getrennt sind und welche ein Mittelstück umgeben, in dem der Querschnitt zahlreiche Holzstränge verschiedener Form zeigt. Es ist fraglich, in wieweit die letzteren neu entstanden oder von dem alten Holzkörper durch entsprechende Parenchymwucherung losgesprengt sind. Dass letzteres wenigstens für einen Theil derselben gilt, und von Anfang



Fig. 237.

Fig. 237. Anisostichus capreolata (Bignonia L.). Querschnitt durch einen alten Stamm. at. Gr. Vgl. den jungen Stamm, Fig. 224, p. 586. Die vier vorspringenden Abschnitte des olzkörpers sind durch Verbreiterung des Markes und der Bastplatten bis zur Mitte vollstän- ;g von einander gesprengt. Drei der kleinen, zurückgebliebenen Holzabschnitte liegen gleichlls losgetrennt, an dem peripherischen Rande fächerförmig verbreitert, in dem ungleichımigen Gewebe. Zwei der vier Hauptholzabschnitte weiterhin radial gespalten, der links ıten stehende bis zum Mark. Von den Rändern der Holzabschnitte zahlreiche Excrescenzen cherförmig in die Bast- und Parenchymplatten ragend. — Bast und Parenchym schattirt, ılz bis auf Andeutung von Jahresringgrenzen und Markstrahlen weiss gelassen. — Aussen die Rinde von rissiger Borke umgeben, welche schwarz gezeichnet ist. —

1) Vgl. Crüger, Bot. Ztg. 1850, I, Taf. II.

an gewissermassen vorbereitet ist, wird wahrscheinlich durch die Parenchyminseln, welche in dem jungen, noch ungetheilten Holzkörper von Melloa populifolia (Fig. 226) nahe der Markscheide liegen. In dem alten Stamme ist der Holzkörper durch breite Parenchym- und Baststreifen überall zerklüftet und speciell eine Anzahl centraler Stränge von den peripherischen abgetrennt.

Die getrennten Holzabschnitte ihrerseits wachsen nach allen Seiten weiter in die Dicke, sei es durch sie umziehende Abschnitte des ursprünglichen, sei es durch neugebildetes Cambium; und es ist auch wohl daran kein Zweifel, dass letzteres an der dem Holz abgekehrten Seite immer neue Bastelemente bildet. Welches Gewirre von Holzsegmenten und sie trennenden Streifen durch das beschriebene Wachsthum und successive weiter gehende Zerklüftung entstehen kann, veranschaulichen Crüger's allerdings nicht sehr naturgetreue Figuren von Bignonia unguis[1]) und die aus Schleiden's Grundzügen reproducirte Fig. 238, welche Crüger für den Querschnitt eines alten Bignoniastammes, Schleiden für den einer Bauhinia hält.

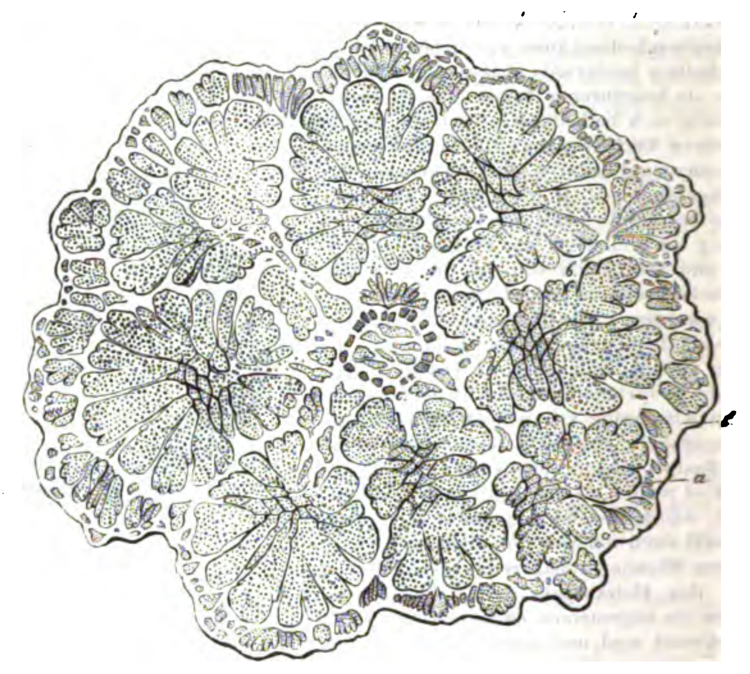


Fig. 238.

Aehnliche Erscheinungen der Sprengung und des selbständigen Weiterwachsens innerhalb des mitwachsenden Parenchyms zeigt der anfangs mehr oder minder gelappte Holzkörper kletternder Malpighiaceen[2]). Besondere Gat-

Fig. 238. Bauhinia spec. Querschnitt eines Stammes, 2/3 der nat. Grösse, aus Schleiden's Grundzügen. *a* alle punktirten Figuren Holzportionen, zum Theil mit auffallend grossen Tüpfelgefässen. *c* durch weissliche Farbe sich auszeichnende Holzbündel mit radialen geraden Markstrahlen in einen einfachen Kreis gestellt (wohl die gesprengte, ursprünglich enge Markscheide). — Mit Ausnahme des Kreises (*c*) besteht das übrige Holz zum grossen Theile aus Parenchym und die Markstrahlen verlaufen wellig gebogen. Die weiss gelassenen Streifen (*b*) zwischen und ringsum die Holzstränge sind Parenchym- und Bastmassen. —

1) Bot. Ztg. 1850, Tafel II. 2) Vgl. A. de Jussieu, l. c. — Crüger, l. c. u. oben, p. 593

tungseigenthümlichkeiten sind zur Zeit von dieser Familie nicht bestimmt anzugeben. Die Sprengung der Markscheide und des übrigen Holzkörpers durch das Wachsthum der Parenchymmassen, das selbständige Dickenwachsthum der für sich eines besonderen Markes entbehrenden, getrennten Holzabschnitte hat schon Jussieu hier klar dargestellt, wenn man davon absieht, dass er das wachsende intercalare Parenchym öfters (von aussen) eindringendes Rindengewebe nennt. An einem 1^{cm} dicken lebenden Aste von Stigmaphyllum ciliatum habe ich die Dilatation des Markes und von ihm ausgehender radialer Parenchymstreifen des parenchymreichen Holzes, die hierdurch eintretende Sprengung und Zerklüftung erst der Markscheide, dann der äusseren Holzregionen, das Auftreten neuer, auch neuen Bast bildender Cambiumzonen an den getrennten Holzabschnitten, endlich auch das Auftreten neuer, aus Folgemeristem entstehender, selbständig in die Dicke wachsender Holz- und Baststränge in dem Mark selbst direct verfolgen können. Die Veränderungen gehen an dem beobachteten Aste aus von einer einen Draht umschlingenden, starkem Druck ausgesetzten, angeschwollenen Stelle, eine Thatsache, welche zeigt, dass dieselben durch mechanische Ursachen wenigstens gefördert werden.

Aehnliche anatomische Veränderungen sind es jedenfalls, welche die vielfache Zerklüftung der Holzkörper in den alten Stämmen kletternder Bauhinien[1]), speciell der Section Caulotretus, hervorrufen, von welchen die Fig. 238, welche nach Schleiden einer Bauhinia zugehört, ein ohngefähres Bild geben mag. Bei diesen Lianen kommt aber zu den in Rede stehenden Erscheinungen noch eine andere, an anderen Formen wenigstens nicht sichergestellte hinzu, nämlich ein lange andauerndes Längenwachsthum der älteren Holzschichten, welches wohl ebenfalls grossentheils auf Rechnung des Parenchyms zu setzen sein wird, und welches die Ursache der eigenthümlichen Krümmungen der bandförmigen Stämme resp. Aeste dieser Pflanzen sein muss.

Nach den bekannten, allerdings noch sehr der Vervollständigung und Prüfung bedürftigen Thatsachen finden hier folgende, streng genommen nur zum Theil hierhergehörige Verhältnisse statt.

Die jungen zweizeilig beblätterten Internodien sind stumpf vierkantig. Das Mark hat im Querschnitt die Form eines Kreuzes, dessen Arme in der Ebene der beiden Blattorthostichen und in einer dazu rechtwinkligen liegen. Es wird von einem normalen, grösstentheils aus relativ engen und derbwandigen, radial geordneten Elementen bestehenden, daher dichten Holzring (Markscheide) umgeben, welcher seinerseits zwischen den Armen des Markkreuzes dicker als über denselben, also im Querschnitt rundlich oder stumpf achteckig ist. An diese kaum 1^{mm} dick werdende Zone setzt sich, scharf von ihr abgegrenzt, mit fortschreitendem Dickenwachsthum ein weicheres Holz, bestehend aus weiten Tüpfelgefässen, engen derben Sklerenchymfasern und zartwandigem, anscheinend unverholztem Strangparenchym; die genannten Elemente je nach den Arten, wenigstens je nach den meist nicht genau bestimmten untersuchten Exemplaren, in verschiedener, hier nicht eingehend zu beschreibender Vertheilung. Zahlreiche schmale, und hie und da einzelne sehr breite, an dem trocknen Material durch den braunen Inhalt ihrer Zellen ausgezeichnete kleine Markstrahlen durchsetzen die Holzstränge. Sie sind wie gewöhnlich mit ihren peripherischen Enden senkrecht gegen die Oberfläche gerichtet, an den flachen Theilen des Stammes zugleich in einem nach den Rändern zu convexen Bogen gegen die Mitte gekrümmt. Der so beschaffene Holzkörper wächst nun vorzugsweise an den zwei mit den

1) Vgl. Gaudichaud, l. c., Tab. XVIII, Fig. 2, 3.

Blattorthostichen alternirenden Seiten in die Dicke, derart dass der ganze Stamm die Gestalt einer an beiden Rändern abgerundeten bandförmigen Platte erhält. Senkrecht zur Oberfläche der Platte findet der Holzzuwachs überall in weit geringerem Maasse statt, in dem Verhältniss, dass auch über dem Marke die gesammte Dicke des Stammes nicht grösser, oft selbst geringer ist als seitwärts.

An der einen Fläche ist der Zuwachs meist stärker als an der andern, so dass das Mark letzterer genähert bleibt. Locale Ungleichheiten des Zuwachses führen bei den meisten, aber nicht allen vorliegenden Exemplaren zur Bildung ungleich starker und wenig regelmässiger Längswülste und Furchen. Die Rinde zeigt keine allgemein bemerkenswerthen Structureigenthümlichkeiten, sie ist, abgesehen von zahlreichen localen Unregelmässigkeiten, rings um den Stamm durchschnittlich gleich dick.

Aeltere, etwa 40—50mm breite und 10mm dicke bandförmige Aeste von Caulotretus zeigen in ihrer Form die Eigenthümlichkeit, dass ihr Rand beträchtlich kürzer ist als die Mitte, diese daher stark und oft sehr regelmässig rechtwinklig zur Fläche undulirt, die Wellung in der Mittellinie rings um das Mark am stärksten, am Rande gar nicht vorhanden ist, und gegen diesen hin allmählich abnimmt.[1]) Jedem Wellenberg und jedem Wellenthal, d. h. jedem Orte stärkster Ausbiegung nach beiden Stammflächen entspricht die Insertion eines Blattes resp. Axillarsprosses; dieselbe steht in den untersuchten Fällen etwas höher (in akroskoper Richtung) als letztbezeichneter Ort. Junge Triebe dagegen, auch solche, welche schon platt bandförmig sind, z. B. ein vorliegender von etwa 10mm Breite und 3—4mm Dicke, zeigen die Undulationen nicht oder kaum angedeutet; mit dem Alter nehmen letztere an Steilheit zu.

Nach diesen Daten muss die Wellung darin ihren Grund haben, dass mit dem successiven Dickenwachsthum entweder der Rand der Platte absolut kürzer oder die Mitte absolut länger wird als zu Anfang. Ersteres ist a priori unwahrscheinlich und wird durch keine directe Beobachtung auch nur wahrscheinlicher gemacht. Das andere Verhalten könnte, vorbehaltlich der noch fehlenden genauen Grössenbestimmungen, theilweise Erklärung finden in der Annahme, dass wie in vielen normalwüchsigen Stämmen (p. 520) die Elemente der successiven Zuwachszone an Länge zunehmen, hier aber an den Rändern der Platte in geringerem Maasse als in der Mitte. Diese Erklärung reicht aber keinesfalls aus, weil die successive Verlängerung der Mitte in der ältesten, das Mark umgebenden Zone am grössten ist. Das Gleiche gilt von dem Erklärungsversuch, welchen Netto[2]) gegeben hat. Wird die Annahme einer Verkürzung der Plattenränder ausgeschlossen, so bleibt nur die andere übrig, dass in den alten Zonen ein andauerndes Längenwachsthum stattfindet; und da nach den sonstigen, von Laubhölzern bekannten Daten solches für die übrigen Elemente zwar nicht ausgeschlossen, aber doch minder wahrscheinlich, Wachsthumserscheinungen aber anderwärts in dem älteren Parenchym nachweisbar sind, ist der anatomische Grund der Verlängerung zunächst in diesen zu suchen. Für die Prüfung dieser Annahme und die Klarlegung der aus ihr nothwendig folgenden anatomischen Veränderungen in den alten Zonen bedarf es noch genauerer Untersuchungen, insbesondere Grössenbestimmungen. —

An alten Stämmen nehmen die wulstigen Vorsprünge des Holzkörpers an Mächtigkeit, die Parenchyminseln an Breite zu. Die schliessliche Zerklüftung des ersteren in die selbständig wachsenden Stücke und Lappen (Fig. 228) kann kaum anders als auf die oben angegebene Weise zu Stande kommen, ist aber auch noch näher zu untersuchen. Auf die Wurzeln setzen sich, nach Crüger, die Structuranomalien nicht fort. —

In den in Rede stehenden Stämmen folgt das gesammte, die isolirten Holzsegmente umgebende parenchymatische Gewebe und Periderm dem ungleichen Wachsthum dieser lange Zeit durch entsprechende Dilatation.

Zumal bei den Malpighiaceen und den Bauhinien gehen aber mit der fortschreitenden Dickenzunahme die Wachsthumsungleichheiten soweit, dass auch die zwischen den Holzkörpern liegenden Gewebemassen gesprengt werden.

---

1) Vgl. die Abbildung in Duchartre, Elém. de botanique, p. 166, Fig. 77.

2) Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. VI, p. 317 ff.

An den Trennungsflächen findet Peridermbildung statt; vielleicht auch, was nicht näher untersucht ist, Abstossung einzelner Gewebestreifen als Borke. Der Stamm erscheint jetzt in mehr oder minder zahlreiche Längsstränge gespalten, deren jeder mit einer besondern, von Periderm überzogenen Rinde bedeckt ist, und welche in der mannichfaltigsten Weise parallel nebeneinander stehend oder durcheinander geflochten, streckenweise getrennt und dann wieder vereinigt sind. —.

Das oben angedeutete Verhalten des Stammes von Urvillea laevis[1]) gehört darum hierher, weil es im 2. oder 3. Lebensjahre damit beginnt, dass der Holzkörper nach Art der Malpighiaceen dreilappig wird. Durch Wachsthum des Markstrahlparenchyms in die Breite werden dann die den Lappen entsprechenden drei Abschnitte des Holzes von einander getrennt, und jeder derselben, sammt dem zugehörigen Drittel des Markes, mit einer hinfort Holz und Bast bildenden Cambiumzone umgeben, so dass der Stamm drei gesondert wachsende Holzbastkörper enthält.

Als minder auffallende und eingreifende innere Neubildungen schliessen sich hier an die wohl aus Folgemeristem nachträglich entstehenden Holzstränge, welche Crüger l. c. im Marke von Doliocarpus, Argyreia u. a. beschreibt. Ob die zwischen Parenchym liegenden, im Querschnitt gelappten Holzmassen, welche Oliver[2]) im Stämmchen von Acanthophyllum (aus der Caryophylleen-Familie) beschreibt, hierher gehören, ist zweifelhaft.

Mehr in das Gebiet der pathologischen Ueberwallungs- und Regenerationserscheinungen dürfte die von Crüger beschriebene Bastbildung auf der Innenfläche alter hohler Stämme von Carica Papaya zu rechnen sein.

§ 194. Andrerseits schliessen sich die Wachsthums- und Neubildungsprocesse im alten, innern und vom activen und normalen Cambiumring entfernten Parenchym des Holzkörpers fleischiger Wurzeln hier an. Für Beta sind dieselben schon p. 617 beschrieben worden. Sie gehen hier nicht über das Wachsthum des Parenchyms selbst und die daraus folgenden Dislocationen anderer Gewebe hinaus. Neubildungen von Folgemeristem und von Cambium, Holz- und Basträngen finden sich dagegen, wie Trécul[3]) zuerst zeigte, in der alten Wurzel von Myrrhis odorata, nach Schmitz' Untersuchungen[4]) in den fleischigen Wurzeln von Convolvulaceen, Rumex-Arten, nach Stahl[5]) in den Bryonia-Wurzeln, und dürften in ähnlichen Theilen häufiger zu finden sein. Auch die für Sedum Telephium beschriebenen Partialringe schliessen sich hier an; die maserige Structur dicker Sumbulwurzeln dürfte gleichfalls in dem Auftreten partialer Holzstränge im alten, ursprünglich normalen Holzkörper ihre Erklärung finden.

Die Wurzeln von Myrrhis odorata haben anfangs immer normalen Bau und Dickenzuwachs, sie können denselben auch zeitlebens behalten und dabei grosse Dicke erreichen. Bei den meisten dagegen tritt aber, nachdem der normale Zuwachs längere Zeit

1) Radlkofer, Atti, l. c. p. 63. — Gaudichaud, l. c. Tab. XVIII, Fig. 20.
2) Transact. Linn. Soc. London. Vol. XXII, p. 289.
3) Comptes rendus, 23. Juli u. 6. Aug. 1866 (Tom. LXIII).
4) Sitzgsber. d. naturf. Ges. zu Halle, Juli 1874. Vgl. Bot. Ztg. 1875, p. 677.
5) Mündliche Mittheilung.

gedauert hat, in dem inneren Parenchym des Holzkörpers, in einiger Entfernung von der Mitte, die Bildung radial gereihten Folgemeristems durch tangentiale Theilungen ein, von einem Punkte beginnend und sich durch eine ringsum die Wurzel gehende Ringzone ausbreitend. Diese Zone nimmt die Eigenschaften eines für sich allein normalen Cambiums an welches von seiner äusseren, an das peripherische Holz grenzenden Seite aus nach innen zu, also in centrifugaler Folge, mit Markstrahlen abwechselnde Baststränge von normalem Bau anfügt, und nachher auf der seiner Bastschicht abgekehrten, also nach aussen sehenden Seite Holzstränge bildet, welche sich genau an die umgebenden Holzstrangabschnitte ansetzen und in centripetaler, also verkehrter Richtung Zuwachs erhalten. Diese Erscheinung trifft man in fast allen 1cm und darüber starken Wurzeln. In dem peripherischen normalen Holze kann dann nach Trécul eine zweite innere Folgemeristem- resp. Cambiumschicht in derselben Weise wie die erste entstehen; dieselbe bildet, wenn ich recht verstehe, ebenfalls in centrifugaler Folge eine neue Bastschicht. Zuletzt kann noch zwischen den verkehrten und den sie aussen begrenzenden Holzsträngen ein neues Cambium auftreten, welches ebenfalls eine Bastschicht bildet.

Ist letzteres geschehen, so besteht also die Wurzel aus folgenden concentrischen Lagen: 1. Normale Rinde mit Bastschicht. 2. Normales Cambium. 3. Holzschicht, normal orientirt. 4. Zweites inneres Cambium. 5. Bastschicht. 6. Holzschicht, normal orientirt. 7. Bastschicht. 8. Drittes inneres Cambium. 9. Holzschicht, umgekehrt orientirt. 10. Cambium. 11. Bastschicht. 12. Axiler Holzstrang. Dieser Befund Trécul's dürfte übrigens nur einen speciellen Fall der mancherlei hier möglichen Combinationen concentrischer Neubildungszonen darstellen. Die jedesmal peripherischen Zonen folgen der inneren Neubildung durch Dilatation und an dem normalen Cambium dauert der normale Zuwachs fort. Ausserdem kann sich aber auch rings um einzelne Holzstränge irgend einer Zone aus Folgemeristem eine Cambiumzone bilden, durch welche der einzelne partielle Strang selbständigen Dickenzuwachs nebst Bastumkleidung erhält.

In den von Schmitz untersuchten Wurzeln und auch manchen Stämmen von Convolvulaceen treten mehrerlei Anomalien auf, nämlich erstens im Parenchym des alten Holzkörpers entstehende neue, durch partiale Cambien wachsende Holz- und Baststränge, zweitens Bildungen, welche in der Rinde entstehen und sich an das Auftreten successiv erneuerter Cambien (p. 607) am ersten anschliessen, wenn sie auch, wie oben schon angedeutet, nicht immer streng zu diesen gerechnet werden können; und drittens Combinationen beider Processe.

In dem alten Parenchym des Wurzelholzkörpers treten, ohne dass zunächst die Thätigkeit des normalen Ringes erlischt, neue partiale Cambien auf, theils anschliessend an normal entstandene Gefässstränge, theils an solche Stränge, welche getrennt von jenen aus Folgemeristem im Parenchym entstanden sind; in beiden Fällen in verschiedenem Maasse neues secundäres Holz und Bast für sich allein in normaler Folge und Orientirung producirend. In dem Maasse als alles dies geschieht, wird das ursprüngliche Gewebe verschoben und verdrängt, bis zu dem Grade, dass schliesslich die ganze Wurzel aus unregelmässig gruppirten, im Querschnitt unregelmässig gelappten Holzbaststrängen bestehen kann, deren jeder seinen eigenen Cambiumring besitzt. Noch mehr Unordnung kann eintreten dadurch dass der ursprüngliche normale Cambiumring seine Thätigkeit einstellt, ganz undeutlich wird; und dass in den partialen Holzkörpern abermals neue thätige Cambiumschichten auftreten wie zuvor in dem ursprünglichen. In mannichfachen Einzelformen, deren Beschreibung hier zu weit führen würde, treten diese Erscheinungen auf z. B. in den Wurzeln von Convolvulus Scammonia, Ipomoea Purga.

Bei sehr vielen Convolvulaceen-Wurzeln, sowohl perennirenden als auch z. B. ganz regelmässig bei der einjährigen Pharbitis hispida Choisy (Ipomoea purpurea) tritt die andere Erscheinung auf: es entstehen, aus Folgemeristem, in dem Parenchym der Secundärrinde, dicht ausserhalb der Baststränge, neue, mittelst ihres eigenen Cambiums weiter Holz und Bast bildende Stränge. Der Entstehungsmodus ist wesentlich der gleiche wie bei der Bildung erneuter Cambiumringe in der Peripherie älterer erlöschender. Es kann sich auch wie bei dieser der gleiche Process in successive weiter aussen liegenden Zonen wiederholen. Eine Verschiedenheit von dem typischen Processe der Bildung erneuter Cambien findet aber erstens insofern statt, als die Production seitens des normalen Cambiums mit dem Auftreten der neuen Stränge nicht erlischt, sondern fortdauert; und als in den

meisten Fällen wenigstens durch die Neubildung nicht geschlossene Cambiumringe oder Ringabschnitte entstehen, welche mit Markstrahlen wechselnde Holz- und Basstränge in normaler Orientirung produciren; sondern getrennte Stränge, deren jeder mehr oder minder vollständig ringsum sein eigenes Cambium und von diesem aus Holz- und Bastzuwachs erhält.

Der gesammte Querschnitt wird daher dem der Sapindaceenstämme einigermassen ähnlich: ein centraler, normaler, runder Holzkörper, umgeben von einer Anzahl kleinerer in einfacher, späterhin auch mehrfacher Reihe. Der Längsverlauf der peripherischen Stränge ist unregelmässig undulirt; sie stehen seitlich miteinander und mit dem normalen Holzkörper durch Anastomosen vielfach in Verbindung. Die beschriebene Erscheinung findet sich bei den ausdauernden Stämmen einiger Arten. Jussieu[1]) gibt für C. malabaricus in einem 8cm dicken Stamme 8—9 unregelmässige concentrische Ringe an, und fand ähnliches im Stamme mehrerer unbestimmter Arten. Von der Wurzel der Ipomoea Turpethum ist dasselbe Verhalten längst bekannt, die Wurzeln anderer Arten zeigen das Gleiche, und zwar derart, dass die corticalen Stränge nur in der Wurzel und nicht im Stengel auftreten. In der holzigen Wurzel der rothen Gartenwinde (Pharb. hispida) sind sie reichlich entwickelt, gehen aber nur bis ins hypocotyle Glied hinauf und fliessen hier mit dünnen Enden in den stark verdickten normalen Holzkörper über.

Beide Processe, die Neubildung von Strängen im Parenchym des älteren Holzes und in der Rinde, können combinirt sein in der Turpethwurzel und in den Wurzeln, welche als Mechoacanna und Stipites Jalapae im Droguenhandel vorkommen. Und zwar betrifft dann die Neubildung der xylogenen Stränge theils den ursprünglichen normalen Holzkörper, theils kann sie sich auch auf die rindenständigen erstrecken.

Wie oben, p. 248, angegeben[2]), ist die das massige, stärkeerfüllte Parenchym der rübenförmigen Seitenwurzel von Sedum Telephium und Verwandten von Gefässbündeln, welche im Querschnitt in einen Ring gestellt sind, durchzogen. Bei manchen Arten, z. B. Sedum Fabaria, werden diese Bündel überall durch einen einfachen, normalen Cambiumring, welcher wenig productiv ist, verbunden. Dasselbe findet auch bei S. Telephium zuweilen statt, und zwar selbst bei einzelnen Wurzeln solcher Stöcke, die im Uebrigen das sogleich zu nennende Verhalten zeigen. Dieses, welches bei S. Telephium die Regel ist, besteht darin, dass an der Insertionsstelle der Wurzel ein einfacher normaler glatter Cambiumring die Bündel verbindet; weiter gegen die angeschwollene Mitte der Wurzel hin buchtet sich der Ring zwischen je zwei Bündeln ein, und zwar, je näher der Spitze um so tiefer, bis zu dem Grade, dass er schon über der Mitte in ebenso viele gesonderte partielle Ringe getrennt wird, als Einbuchtungen oder ursprüngliche Gefässbündel vorhanden waren. Die getrennten Ringe sind im Querschnitt in einen Kreis gestellt und durch Parenchymstreifen von einander geschieden. Jeder hat eine geschlossene, wenig productive Cambiumschicht, welche holz- und bastwärts vorzugsweise Parenchym bildet, auf der gegen die Mitte des Partialrings sehenden Holzseite einzelne kleine Gefässgruppen, auf der Bastseite, letzteren correspondirend, jene p. 337 erwähnten kleinen Gruppen enger Weichbastelemente. Gegen die Spitze der Wurzel hin öffnen und vereinigen sich die partiellen Ringe wieder zur Bildung eines normalen Wurzelholzkörpers. Vgl. Koch, l. c.

§ 195. Der Bau des Cycadeenstammes[3]) soll hier, mit Bezugnahme

1) l. c. p. 128.

2) Nachträgl. Anmerkung. L. Koch (Verhandl. d. Naturhist. Vereins in Heidelberg Bd. I, Heft 4) hat neuerdings gezeigt, dass der in Rede stehende Gefässbündelring nichts weiter ist, als sehr isolirte Gefässgruppen eines vorwiegend parenchymatischen Wurzelholzkörpers, welcher aus einem typischen radialen Wurzelbündel hervorgeht, dessen ursprüngliche Elemente in dem massigen Parenchym bisher übersehen worden waren. Die rübenförmigen Sedum-Wurzeln stellen somit einen Specialfall sehr parenchymreicher typischer Dicotyledonen-Wurzeln dar. Hiernach ist das oben Gesagte zu berichtigen.

3) A. Brongniart, Rech. sur l' organisation de la tige des Cycadées. Ann. sc. nat. 1. Sér. XVI, 369; Id. Archives du Muséum, I. — v. Mohl, Ueber d. Bau d. Cycadeenstammes. Abh. d. Münchn. Acad. I, 397; Verm. Schriften, p. 195. — Miquel, Ueber d. Bau e. Stammes etc. von Cycas circinalis. Linnaea, Bd. XVIII, 125. — Karsten, Organogr. d. Zamia muricata, in

auf p. 266 im Zusammenhang betrachtet werden, weil eine Trennung der primären Gewebeanordnung von den mancherlei secundären Veränderungen ohne übergrosse Störung der Anschaulichkeit nicht wohl durchzuführen wäre.

Zur vorläufigen Orientirung sei zunächst hervorgehoben, dass derselbe Anfangs immer in den Hauptzügen die für Dicotyledonen und Gymnospermen typische Gewebeanordnung besitzt, d. h. einen aus dem primären Blattspurring hervorgehenden normalen Holz-, Bast- und Cambiumring, welcher die Aussenrinde von dem Marke trennt. Die beiden letztgenannten Regionen sind immer relativ stark; bei dem alten, von Miquel untersuchten Stamm von Cycas circinalis betrug z. B. die Dicke der Aussenrinde bis über 7cm, der Durchmesser des Markcylinders 10cm. Sie bestehen gleich den Markstrahlen aus relativ dünnwandigem, dauernd amylumreichem Parenchym und werden von dem oben p. 156 beschriebenen System verzweigter Gummi- oder Schleimkanäle durchzogen, die Rinde wird von einer oberflächlichen Peridermschicht bedeckt. Die zweierlei Blätter stehen bekanntlich in schraubiger Anordnung und so dicht übereinander, dass die fleischigen, schuppenartig verbreiterten Blattbasen mit den Flächen einander aufliegen. Die zahlreichen Gefässbündel der Blattbasis sind in der Insertionsfläche zu zwei Spursträngen vereinigt, welche getrennt und symmetrisch neben der Mitte der Insertionsfläche in den Stamm eintreten, um sofort symmetrisch divergirend, also der eine rechts, der andere links, bogig durch die Rinde abzusteigen, zuletzt in den Bündelring einzutreten und in diesem dann radial-senkrecht weiter hinab zu gehen. Dieser letzte Theil ihres Weges und ihr endlicher unterer Ansatz ist nicht näher untersucht. Die Länge des auf die Horizontalebene projicirten und als kreisförmig gedachten Bogens, welchen jeder Spurstrang bis zu seinem Eintritt in den Bündelring durch die Rinde beschreibt, ist nicht genau bestimmt, scheint auch nicht immer gleich zu sein, beträgt aber bei Cycas revoluta nach Schätzung mindestens 145°—150° ohne jedoch 180°, also die Vereinigung beider Stränge, zu erreichen. Im Anfange seines von der Blattinsertion ab- und einwärts verfolgten Verlaufs geht jeder Strang eine lange Strecke weit dicht innerhalb der Blattinsertionsflächen, also dicht innerhalb der Rindenoberfläche des Stammes her, von dieser nur wenig divergirend, und zwar nicht ganz horizontal, aber nur wenig abwärts gehend. In der letzten etwa der Höhe einer Blattinsertion gleichen Strecke des Weges läuft er steiler ein- und abwärts bis in den Bündelring. Nur in der ersten Jugend ist das beschriebene Verhalten rein vorhanden. Ein durchsichtig gemachter dicker Querschnitt durch das kurz-conische beblätterte Stammende zeigt die Blattspuren der jüngsten, obersten Blätter als einfache, mit der Entfernung vom Scheitel an Weite zunehmende symmetrische Bogenpaare in der jungen Rinde (Fig. 239). Dicht unter dem conisch verjüngten Ende nimmt der Stamm und der Bündelring mehr oder minder Cylinderform an; und wenn, oder schon bevor die Bögen beim fortschreitenden Längenwachsthum des Scheitels in die cylindrische Region zu liegen kommen, wird die ursprüngliche Anordnung modificirt durch das Auftreten von Verbindungszweigen. Dieselben sind ihrer Richtung nach erstens solche, welche in der Richtung der Bögen

Abh. d. Berliner Acad. v. 1856, p. 193. — Mettenius, Beitr. z. Anat. d. Cycadeen. Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch. VII, p. 567.

selbst längs der Stammperipherie verlaufen; sie verbinden die beiden zu einem Blatte gehörigen Bögen auf der diesem abgekehrten Seite zu einem ringförmigen, nur an seinen beiden ins Blatt austretenden Enden offenen queren Gürtel, welcher manchmal selbst zwischen den Austrittsstellen durch eine Queranastomose geschlossen werden kann. Gleichzeitig mit den beschriebenen Verbindungen treten zweitens zwischen benachbarten Gürteln Anastomosen auf, in nicht näher bestimmter Zahl und Anordnung; und andere, welche im allgemeinen in radialer Richtung von den Gürteln einwärts und schräg abwärts laufen, um sich an die Stränge des primären Bündelrings anzusetzen. Bei Zamia muricata gehen, nach Mettenius, diese radialen Verbindungen unverzweigt und ziemlich gerade von dem Bündelring zu den Gürteln. Bei Cycas revoluta, Dioon, Encephalartos horridus theilen sie sich, von dem Bündelring aus verfolgt, meist in zwei divergirende Zweige, welche sich weiter verästeln und mit ihren Verzweigungen

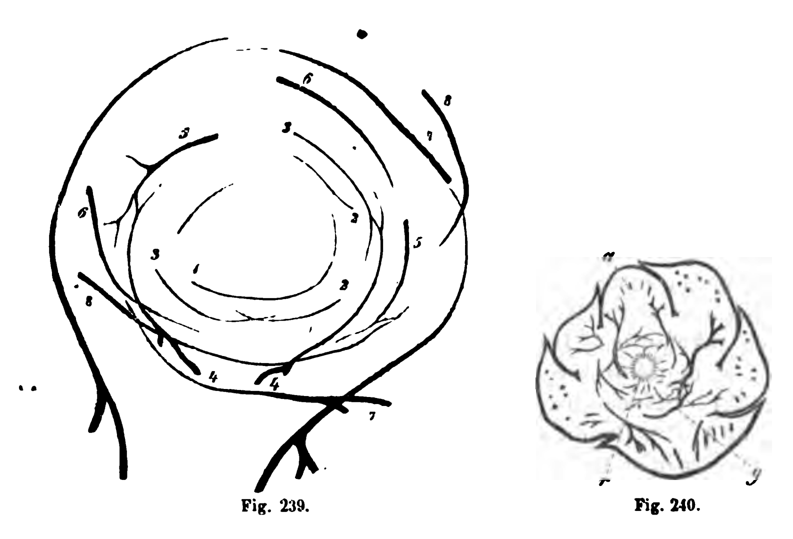


Fig. 239. Fig. 240.

theils unter einander anastomosiren, theils an die Gürtel treten. Die Gesammtheit aller dieser Verzweigungen bildet ein reiches und unregelmässiges corticales Bündelnetz (Fig. 240). Für ein Exemplar von Cycas revoluta fand Met-

Fig. 239. Cycas revoluta. Verlauf der Blattspurbündel in einem dicken, in Kali durchsichtig gemachten, von seiner scheitelsichtigen Fläche gesehenen Querschnitt dicht unter dem Vegetationspunkt einer Seitenknospe; schwach vergr. Die Bündel, welche in verschiedenen, aber nahe über einander liegenden Ebenen verlaufen, sind in die Ebene des Papiers zusammengezeichnet, derart, dass die Austrittsstelle am dunkelsten gehalten und jeder Strang von dieser ab bis zu dem Punkte gezeichnet ist, wo er steil nach unten biegt; die Bündel der successiven acht jüngsten Blätter sind successive beziffert, 1 die des jüngsten, obersten, u. s. f.; die des ältesten, 9. nicht beziffert. Zwischen 4, 5, 7 und 8 Radialverbindungen beginnend.

Fig. 240. Cycas revoluta. Querschnitt mit 6 Blattbasen, nahe dem Scheitel einer kleinen, aus einer Seitenknospe erzogenen Pflanze; nat. Gr. Parenchym von Mark, Rinde und Blättern weiss gehalten, die durch den Schnitt frei gelegten Gefässbündel als Striche, die quer durchschnittenen als Punkte gezeichnet. Der innere Kreis ist der das noch sehr enge junge Mark umgebende Bündelring; er besteht aus den unteren Theilen höher herabkommender Spurstränge. Ausserhalb desselben die zarten Anfänge der Radialverbindungen.

an gewissermassen vorbereitet ist, wird wahrscheinlich durch die Parenchyminseln, welche in dem jungen, noch ungetheilten Holzkörper von Melloa populifolia (Fig. 226) nahe der Markscheide liegen. In dem alten Stamme ist der Holzkörper durch breite Parenchym- und Baststreifen überall zerklüftet und speciell eine Anzahl centraler Stränge von den peripherischen abgetrennt.

Die getrennten Holzabschnitte ihrerseits wachsen nach allen Seiten weiter in die Dicke, sei es durch sie umziehende Abschnitte des ursprünglichen, sei es durch neugebildetes Cambium; und es ist auch wohl daran kein Zweifel, dass letzteres an der dem Holz abgekehrten Seite immer neue Bastelemente bildet. Welches Gewirre von Holzsegmenten und sie trennenden Streifen durch das beschriebene Wachsthum und successive weiter gehende Zerklüftung entstehen kann, veranschaulichen Crüger's allerdings nicht sehr naturgetreue Figuren von Bignonia unguis[1]) und die aus Schleiden's Grundzügen reproducirte Fig. 238, welche Crüger für den Querschnitt eines alten Bignoniastammes, Schleiden für den einer Bauhinia hält.

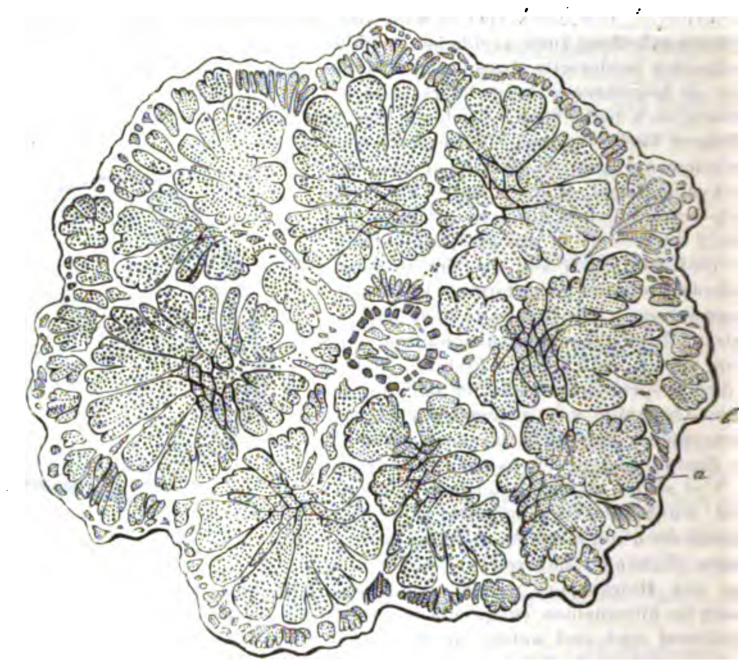


Fig. 238.

Aehnliche Erscheinungen der Sprengung und des selbständigen Weiterwachsens innerhalb des mitwachsenden Parenchyms zeigt der anfangs mehr oder minder gelappte Holzkörper kletternder Malpighiaceen[2]). Besondere Gat-

Fig. 238. Bauhinia spec. Querschnitt eines Stammes, 2/3 der nat. Grösse, aus Schleiden's Grundzügen. *a* alle punktirten Figuren Holzportionen, zum Theil mit auffallend grossen Tüpfelgefässen. *c* durch weissliche Farbe sich auszeichnende Holzbündel mit radialen geraden Markstrahlen in einen einfachen Kreis gestellt (wohl die gesprengte, ursprünglich enge Markscheide). — Mit Ausnahme des Kreises (*c*) besteht das übrige Holz zum grossen Theile aus Parenchym und die Markstrahlen verlaufen wellig gebogen. Die weiss gelassenen Streifen (*b*) zwischen und ringsum die Holzstränge sind Parenchym- und Bastmassen. —

1) Bot. Ztg. 1850, Tafel II. 2) Vgl. A. de Jussieu, l. c. — Crüger, l. c. u. oben, p. 593

tungseigenthümlichkeiten sind zur Zeit von dieser Familie nicht bestimmt anzugeben. Die Sprengung der Markscheide und des übrigen Holzkörpers durch das Wachsthum der Parenchymmassen, das selbständige Dickenwachsthum der für sich eines besonderen Markes entbehrenden, getrennten Holzabschnitte hat schon Jussieu hier klar dargestellt, wenn man davon absieht, dass er das wachsende intercalare Parenchym öfters (von aussen) eindringendes Rindengewebe nennt. An einem 1cm dicken lebenden Aste von Stigmaphyllum ciliatum habe ich die Dilatation des Markes und von ihm ausgehender radialer Parenchymstreifen des parenchymreichen Holzes, die hierdurch eintretende Sprengung und Zerklüftung erst der Markscheide, dann der äusseren Holzregionen, das Auftreten neuer, auch neuen Bast bildender Cambiumzonen an den getrennten Holzabschnitten, endlich auch das Auftreten neuer, aus Folgemeristem entstehender, selbständig in die Dicke wachsender Holz- und Baststränge in dem Mark selbst direct verfolgen können. Die Veränderungen gehen an dem beobachteten Aste aus von einer einen Draht umschlingenden, starkem Druck ausgesetzten, angeschwollenen Stelle, eine Thatsache, welche zeigt, dass dieselben durch mechanische Ursachen wenigstens gefördert werden.

Aehnliche anatomische Veränderungen sind es jedenfalls, welche die vielfache Zerklüftung der Holzkörper in den alten Stämmen kletternder Bauhinien[1]), speciell der Section Caulotretus, hervorrufen, von welchen die Fig. 238, welche nach Schleiden einer Bauhinia zugehört, ein ohngefähres Bild geben mag. Bei diesen Lianen kommt aber zu den in Rede stehenden Erscheinungen noch eine andere, an anderen Formen wenigstens nicht sichergestellte hinzu, nämlich ein lange andauerndes Längenwachsthum der älteren Holzschichten, welches wohl ebenfalls grossentheils auf Rechnung des Parenchyms zu setzen sein wird, und welches die Ursache der eigenthümlichen Krümmungen der bandförmigen Stämme resp. Aeste dieser Pflanzen sein muss.

Nach den bekannten, allerdings noch sehr der Vervollständigung und Prüfung bedürftigen Thatsachen finden hier folgende, streng genommen nur zum Theil hierhergehörige Verhältnisse statt.

Die jungen zweizeilig beblätterten Internodien sind stumpf vierkantig. Das Mark hat im Querschnitt die Form eines Kreuzes, dessen Arme in der Ebene der beiden Blattorthostichen und in einer dazu rechtwinkligen liegen. Es wird von einem normalen, grösstentheils aus relativ engen und derbwandigen, radial geordneten Elementen bestehenden, daher dichten Holzring (Markscheide) umgeben, welcher seinerseits zwischen den Armen des Markkreuzes dicker als über denselben, also im Querschnitt rundlich oder stumpf achteckig ist. An diese kaum 1mm dick werdende Zone setzt sich, scharf von ihr abgegrenzt, mit fortschreitendem Dickenwachsthum ein weicheres Holz, bestehend aus weiten Tüpfelgefässen, engen derben Sklerenchymfasern und zartwandigem, anscheinend unverholztem Strangparenchym; die genannten Elemente je nach den Arten, wenigstens je nach den meist nicht genau bestimmten untersuchten Exemplaren, in verschiedener, hier nicht eingehend zu beschreibender Vertheilung. Zahlreiche schmale, und hie und da einzelne sehr breite, an dem trocknen Material durch den braunen Inhalt ihrer Zellen ausgezeichnete kleine Markstrahlen durchsetzen die Holzstränge. Sie sind wie gewöhnlich mit ihren peripherischen Enden senkrecht gegen die Oberfläche gerichtet, an den flachen Theilen des Stammes zugleich in einem nach den Rändern zu convexen Bogen gegen die Mitte gekrümmt. Der so beschaffene Holzkörper wächst nun vorzugsweise an den zwei mit den

---

1) Vgl. Gaudichaud, l. c., Tab. XVIII, Fig. 2, 3.

statt, welche aus Seitenknospen erzogen sind. Ein vorliegendes Stück von Cycas revoluta hat z. B. unten einen ohngefähren Querschnittsradius von 22mm, wovon etwa 5mm auf das Mark, 5 auf die Rinde und 12 auf die vier ohngefähr gleichstarken Holzringe miteinander kommen; 130mm höher kommen schon wieder von 29mm Querschnittsradius 15 auf das Mark, 9 auf die Rinde und nur 5 auf die zwei Holzringe, von denen der äussere erst in Entstehung begriffen ist. —

Beide mit successive erneuten Ringen versehene Genera haben zweitens ausser den beschriebenen noch accessorische Strangsysteme, und zwar Cycas ein rindenständiges, Encephalartos ein markständiges.

Letzteres besteht im erwachsenen Stamme aus zahlreichen durch das ganze Mark vertheilten Strängen, welche undulirt der Länge nach verlaufen und miteinander und mit der Innenfläche des Holzrings durch nach allen Seiten gerichtete Zweige in Verbindung stehen. Sie bilden ein reiches Geflecht, welches dem Mark eigen ist, in die Rinde keine Zweige abgibt. Nach Mettenius treten die Stränge erst spät auf, denn sie fehlten in dem untersuchten faustgrossen Stämmchen von E. horridus in der ganzen oberen Hälfte. Sie können hiernach bis auf weiteres der Kategorie der stammeigenen markständigen Bündel angeschlossen werden, welche p. 264 für andere Fälle beschrieben sind. — Die Markstränge sind collateral; ihr Gefässtheil entbehrt nach Mettenius immer der Spiral- und Ringtracheiden, er hat (nach wenig vollständiger Untersuchung an E. caffer) im Wesentlichen den Bau der zugehörigen Secundär-Holzstränge der Ringe und scheint ein lange andauerndes, wenn auch sehr langsames Dickenwachsthum zu besitzen. Die stärkeren Stränge in dem Stamme letztgenannter Species sind etwa 1mm dick.

Das accessorische corticale Rindensystem von Cycas, welches Miquel bei C. circinalis, Mettenius bei C. revoluta fand, entsteht nach des Letzteren Beschreibung aus Folgemeristemsträngen in dem Rindenparenchym. Longitudinale Zellreihen des letzteren »erfahren eine Theilung in kleinere Zellen und werden in cambiale Stränge übergeführt, die allmählich zu kleinen Holzkörpern anwachsen.« Es scheint, als ob sich solcher Stränge mit dem Alter eine Zeit lang successive neue bilden können; wenigstens fanden sie sich in jungen Individuen spärlich, in alten zahlreich. Doch könnte diese Differenz auch eine rein individuelle sein und bedürfen alle die genetischen Verhältnisse noch fernerer Untersuchung.

Die Anordnung der Stränge wird für den untersuchten alten Stamm, in welchem sie zahlreich und stark entwickelt waren, von Mettenius im Wesentlichen folgendermassen geschildert. Sie stehen im Querschnitt in mehreren unregelmässigen Ringzonen. Sie verlaufen, wellig gekrümmt, in verticaler Richtung, mit den Gürteln also und den Radialverbindungen sich kreuzend. Scheitelwärts lassen sie sich immer verfolgen bis zur sehr breiten Basis der Laubblätter. Hier sitzen sie, und zwar immer mehrere ungleich starke, theils den beiden vom Gürtel in die Blattbasis austretenden Schenkeln, theils den ersten Verzweigungen dieser in der Blattbasis selbst an, — die stärksten der Regel nach an der ersten Gabelung —; und von dieser Ansatzstelle steigen sie im Stamme herab, nach verschieden langem Verlaufe sich entweder mit gleichnamigen, theils von derselben Blattbasis, theils höher herabkommenden vereinigend, oder sich mit ihrem unteren Ende oder einem Seitenzweig an einen

Gürtel oder an eine Radialverbindung ansetzend. Freie blinde Enden sind nicht vorhanden; ebenso wenig ein Zusammenhang mit dem Bündelsystem von Seitenknospen oder Wurzeln.

Der Bau der corticalen Stränge ist der, dass ihre Mitte von einem engen parenchymatischen Markprisma eingenommen und dieses rings successive umgeben ist von einem Holz-, Cambium- und schwachen Bastring. Seitens des Cambiums findet ein dauernder, wenn auch langsamer Zuwachs statt, so dass in alten Stämmen die Dicke des Stranges auf 2 bis 5,6^{mm} steigt. Holz und Bast sind von zartzelligen, mit dem Zuwachs successive vermehrten Markstrahlen durchzogen, zwischen welchen die Strangelemente ähnlich wie in den Ringen vertheilt sind. Die Tracheiden des Holzes sind bei C. revoluta meist treppennetzfaserig verdickt, nur wenige mit Hoftüpfeln versehen; spiralfaserige fehlen. An den Ansatzstellen tritt in sofern eine Veränderung des Baues ein, als das Mark verschwindet; die Elemente eines Stranges treten dann jeweils mit gleichnamigen des andern in Contiguität.

Der Secundärzuwachs der untersuchten Cycadeen-Wurzeln[1]) stimmt, gleich der p. 370 besprochenen primären Structur, anfangs immer mit dem der typischen Dicotylen- und Gymnospermenwurzeln, und zwar der parenchymreichen, fleischigen im Allgemeinen überein. Der Bau der secundären Strangelemente ist dem des zugehörigen Stammholzes im Wesentlichen gleich. Einzelheiten über dieselbe und ihre Vertheilung vgl. bei Mettenius l. c. Für die untersuchten Wurzeln von Encephalartos (E. caffer, longifolius) ist dem nichts Wesentliches hinzuzufügen; wenigstens zeigten 3^{cm} starke Seitenwurzeln keine bemerkenswerthe weitere Erscheinung als sehr erhebliche Dehnung des innern Parenchyms und Distorsionen der Holzstränge in Folge derselben. Auch wird, soweit die Sache verfolgt werden konnte, bei diesen Pflanzen die primäre Aussenrinde durch Periderm frühzeitig abgestossen. — Während hiernach die beschriebene Wurzel in der Kategorie 2) der p. 531 beschriebenen fleischigen Wurzeln gehört, ist Cycas revoluta in die Kategorie 1) a) zu stellen. Der Secundärzuwachs ist hier schwach, die amylumreiche Primärrinde an fingerdicken Wurzeln noch lebendig und nur auf ihrer Aussenfläche von einer Peridermschicht bedeckt. Wie lange sie persistirt, ist nicht bekannt. Mit dem höhern Alter der Wurzel tritt, nach Mettenius, ein Erlöschen der Thätigkeit des ersten Cambiumrings und eine Erneuerung derselben durch einen peripherischen ein, »und schreitet das weitere Wachsthum in voller Uebereinstimmung mit dem des Stammes fort.«

Ueber die durch eingedrungenen Nostoc verursachten büschelig-dichotomen Excrescenzen der Cycadeenwurzeln vgl. Reinke, l. c.

§ 196. **Der Bau des Stammes von Welwitschia mirabilis[2]) ist, der sonderbaren Gestalt entsprechend, wunderlich. Er ist auch, in Folge der Schwierigkeit, welche die Beschaffenheit älterer trockner Exemplare der Präparation entgegenstellt, und des Mangels junger und frischer Exemplare in vieler**

1) Mettenius, l. c. — van Tieghem, Reinke, l. p. 370 c.

2) I. D. Hooker, On Welwitschia. Transact. Linn. Society. London, Vol. XXIV. — Strasburger, Die Coniferen u. d. Gnetaceen, p. 374.

Hinsicht noch unvollständig erforscht. Nach den vorliegenden Daten, welche sich fast ausschliesslich auf den secundären Dickenzuwachs beziehen, schliesst er sich in der Anordnung der Gewebe theils an manche anomale Dicotylen, theils an bestimmte secundär verdickte Monocotyledonen, in dem histiologischen Aufbau an andere Gnetaceen an.

Die jüngsten Pflanzen, welche man kennt, haben einen rundlichen, etwa nussgrossen Stamm, welcher sich abwärts fortsetzt in eine starke, mit relativ kleinen Seitenästen versehene Pfahlwurzel. Der rundliche Stamm, der Stock von Hooker genannt, hat eine convexe, unebene Scheitelfläche, die Krone, an welcher in den untersuchten Exemplaren keine Spur eines eigenen Vegetationspunktes zu finden ist. Der stumpfe Rand, mittelst dessen die Krone in die Seitenfläche des Stammes übergeht, wird grösstentheils umfasst von den sich fast berührenden Insertionsflächen zweier opponirter zungenförmiger Blätter — welche mit Grund für die beiden persistenten Cotyledonen gehalten werden —; und zwar ist jedes dieser Blätter inserirt im Grunde einer tiefen ringförmigen Furche, welche so eng ist, dass sie von der Blattbasis locker ausgefüllt wird.

Es ist bekannt, dass die Pflanze diese Gliederung zeitlebens beibehält und nur die eine wesentliche Gestaltveränderung erfährt, dass der obere Theil des Stammes in centrifugaler Progression dauernd in die Breite wächst, so dass er die Gestalt einer oblongen zweilappigen Scheibe erhält, in deren stumpfen, mehr oder minder aufgerichteten Randlappen die Blattfurchen liegen. Diese sammt den Blattbasen nehmen in gleichem Verhältniss wie der Stamm an Umfang zu, die Blätter selbst wachsen zeitlebens an ihrem Grunde und in basipetaler Richtung in die Länge, Stamm, Krone und Wurzel nehmen viele Jahre hindurch an Dicke zu und erreichen colossale Dimensionen.

Eine anatomische Untersuchung ist an den kleinsten Exemplaren nicht vorgenommen worden; wohl aber an solchen, welche kaum ums doppelte grösser sind und an anderen successive herangewachsenen. Alle verhalten sich, soweit die Untersuchungen reichen, in den wesentlichen Punkten des Baues gleich. Stamm und Pfahlwurzel werden, mit Ausnahme der nachher zu betrachtenden Blattinsertionsfurchen, von einer mässig dicken, grösstentheils braunen, rissig-borkigen und sehr harten und spröden Rinde bedeckt. Diese umschliesst eine starke innere Gewebemasse, welche aus Gefässbündeln, blass gelblichem, dünnwandigem Parenchym und jenen p. 140 beschriebenen mächtigen Sklerenchymfasern besteht, die dem Parenchym allerorten und nach allen Richtungen sehend massenhaft eingesetzt sind. Bezüglich des Gefässbündelverlaufs tritt an nicht allzugrossen Exemplaren zunächst hervor eine grosse Anzahl von Bündeln, welche von der Blattinsertion aus radial convergirend gegen das untere Ende des Stammes oder das obere der Pfahlwurzel verlaufen. Sie sind auf eine Ebene geordnet, welche zwischen der Kronenfläche und der Aussenseite des Stammes, jener etwas näher als letzterer, liegt, also annähernd die Gestalt eines Kegelmantels oder einer Kreisfläche hat, je nach dem Grade der Aufrichtung der Kronenränder; sie bilden mit anderen Worten eine der gesammten Krone ähnlich gestaltete und den Flächen dieser ähnlich gerichtete Mittelschicht im Stamme. Hooker nennt sie die Gefässschicht. Es ist zwar nicht direct nachgewiesen, aber kaum zu bezweifeln, dass sich die einzelnen Bündel direct in die Blätter fortsetzen, man kann die Schicht daher die B l a t t s p u r s c h i c h t

nennen. Genauer betrachtet, besteht sie aus zwei dicht aufeinander liegenden, nur durch schmale Parenchymstreifen getrennten Schichten collateraler Bündel, welche ihre von starken Fasersträngen gestützten Siebtheile gegeneinander, die Gefässtheile also der Krone resp. der Aussenfläche des Stammes zukehren. Verbindungen zwischen beiden Bündelschichten sind wahrscheinlich, aber nicht sicher beobachtet. Die Bündel der einzelnen Lage stehen ziemlich regelmässig nebeneinander, verlaufen undulirt und sind, soweit ermittelt werden konnte, streckenweise in seitlicher Verbindung.

In dem zwischen der Mitte der Krone und der Insertion der Pfahlwurzel gelegenen Mittelfelde der Blattspurschicht ist der Verlauf der Bündel nach Hooker's Darstellung unregelmässiger; sie bilden hier ein wirres Geflecht, von welchem die nachher zu besprechenden Stränge der Wurzel abwärts steigen.

Von den beiden Lagen der Blattspurschicht zweigen sich allenthalben zahlreiche viel kleinere Bündelchen ab, welche in schräger Richtung einerseits gegen die ganze Kronenoberfläche, andrerseits gegen die Aussenseite des Stammes verlaufen, ohne erkennbare Regel nach den verschiedensten Seiten wellig gekrümmt und durch Aeste mit einander verbunden, somit ein reiches, wirres Netz bildend, welches als das peripherische Bündelnetz unterschieden sein mag. Die gegen die Kronenfläche verlaufenden Stränge des Netzes stehen mit denen der Inflorescenzen vielfach in directer Verbindung.

Die Stränge, welche in die Pfahlwurzel absteigen, stehen theils mit denen des Mittelfeldes der Blattspurschicht, theils mit denen des peripherischen Netzes als Abzweigungen in Verbindung, die Hauptrichtung ihres Verlaufes geht gleich der der Wurzel vertical abwärts. Im Querschnitte der letzteren sind sie ziemlich regelmässig in concentrische, durch bündelfreie Zonen von einander getrennte Ringe gestellt, von ähnlichem Aussehen wie die Ringe in Menispermeen- oder Gnetaceenstämmen; und zwar sind die Ringe um so regelmässiger und die Bündel derselben um so grösser, je näher der Mitte. Hooker bildet in Querschnitten dünner Wurzeln 5—7 solche Ringe ab; in einem vorliegenden guten jungen Exemplar kommen dicht unter dem Stamm auf 30^{mm} Querschnittsradius 8 Ringe, von denen die äussersten sehr unregelmässig und kleinsträngig sind. Die Stränge jedes Ringes verlaufen undulirt und seitlich vielfach anastomosirend und zwischen denen successiver Ringe, zumal der äussern kommen gleichfalls zahlreiche schräge Verbindungen vor. Der innerste Ring umschliesst in der Regel ein anscheinend bündelfreies, einem Marke gleichendes rundes Mittelstück, welches z. B. in dem vorliegenden Exemplar etwa 15^{mm} breit ist. Bei genauerer Betrachtung ist dasselbe aber durchaus nicht bündelfrei, sondern enthält eine Mehrzahl kleiner Gefäss-, Sieb- und Faserstränge, deren Anordnung näher anzugeben die Beschaffenheit des Materials nicht gestattet. In einigen Wurzeln fand Hooker statt eines innersten Ringes zwei excentrische neben einander, um welche sich dann die äussern ziemlich regelmässig zum einfachen Ringsystem ordnen.

Alle Gefässbündel, von denen die Rede war, sind, soweit die Untersuchung reicht, vollkommen ausgebildete collaterale Bündel, welche mit activen Cambien nicht in Berührung stehen; auch das sie umgebende ungleichnamige Gewebe ist fertig ausgebildet. Bei der gewaltigen Massenzunahme der ganzen Pflanze bleibt sich der Bau in den Hauptzügen gleich, die einmal vorhandenen Theile

im wesentlichen unverändert, es kommen zu denselben nur neue, ihnen gleiche aussen hinzu. Dieser Dickenzuwachs geht aus von einer Cambiumschicht, welche dicht unter der Rinde um den ganzen Umfang des Körpers herläuft, an den Blattinsertionen nachher noch zu nennende Besonderheiten zeigt und in der Mitte der Krone älterer Exemplare am wenigsten activ ist. Sie besteht aus einigen Lagen radial gereihter Zellen, welche von den isodiametrischen des angrenzenden Parenchyms durch ihre angegebene Anordnung, ihre dünneren (jedoch auch die hier allverbreiteten Kalkoxalatkörnchen enthaltenden) Wände ausgezeichnet sind, und deren Radialdurchmesser etwa halb so gross ist als der tangentiale und die Höhe. Frische junge Theilungen sind immer in 1—3 aneinandergrenzenden Zellen einer Radialreihe zu beobachten, die Initialschicht also jedenfalls nur eine bis höchstens drei Zellenlagen stark. Die äussersten Gefässbündel stossen an die Cambialschicht an, andere augenscheinlich ältere sind von ihr durch noch radial gereihte, aber in Verschiebung begriffene Parenchymlagen getrennt. Erinnert man sich an das p. 609 für Chenopodiaceen, Amarantaceen, Mirabilis beschriebene, und an die im Cap. XVII für Monocotyledonen anzugebenden Erscheinungen, so zeigen die angeführten Daten, dass Welwitschia ein extrafasciculares Cambium hat, welches an seiner Innenseite in radialer und tangentialer Richtung anastomosirende Gefässbündel, abwechselnd mit interfascicularem Gewebe bildet. Der ganze intracambiale Körper ist in dem p. 608 angegebenen Sinne des Wortes Holzkörper. Nach aussen scheidet das Cambium eine aus Parenchym mit eingesprengten Sklerenchymfasern bestehende Bastschicht ab, wiederum nach dem Typus von Mirabilis und Verwandten. Die Production dieser Secundärrinde muss ausgiebig sein; die lebende Rindenschicht, welche das Cambium umgibt, ist allerdings nur dünn, an einem vorliegenden Querschnitt von der oberen Pfahlwurzel z. B. 16 Parenchymzellen stark; dicke, durch wiederholte innere Peridermbildung abgestossene Borkenkrusten häufen sich aber, wie schon oben erwähnt, auf der älteren Rinde an.

Gegen den Rand des Stemmes und die Blattfurche hin wird die Rinde dünner, und die Cambiumschicht weniger deutlich, weil das ganze Gewebe der Randpartie, bis zur Innenfläche der Blattfurche und zur Insertion des Blattes, mit Ausnahme der dünnen äusseren Corticalschicht aus relativ zarten, regelmässig gereihten, augenscheinlich noch in Wachsthum und Theilung begriffenen, also denen des Cambiums ähnlichen Zellen besteht, zwischen denen Sklerenchymfasern und kleine Gefässbündel liegen. An diesem zarten, wenn der Ausdruck erlaubt ist, halbmeristematischen Gewebe sitzt dann die meristematische, in basipetaler Richtung fortwachsende Blattbasis an. Man könnte demnach sagen, das extrafasciculare Cambium gehe allmählich über in das halbmeristematische Gewebe des die Blattfurche umgebenden Randes; doch schien es, als ob selbst hier noch eine in bestimmter Entfernung von der Oberfläche gelegene Cambiumschicht sich unterscheiden lasse. Die hierüber bestehenden Zweifel müssen durch fernere Untersuchungen gelöst werden.

Es ist evident, dass die zeitlebens dauernde Verbreiterung des Randes durch das Wachsthum der halbmeristematischen Gewebemasse geschieht, aus welcher er besteht. Es ist auch klar, dass hierbei die gegen den Rand verlaufenden Bündel des peripherischen Netzes eine Verlängerung randwärts erfahren

müssen und dass besonders auch für die Bündel der Blattspurschicht, welche immer bis in die Blattinsertion reicht, ein intercalarer Wachsthumsheerd in letzterer liegen muss, in welchem sie dauernd einen Längenzuwachs erhalten. In dem Maasse ferner als Blattbasis und Stammrand an Breite zunehmen, vermehrt sich die Zahl der in jenem und in der Blattspurschicht neben einander liegenden Gefässbündel; es müssen daher in letzterer successive neue entstehen, welche sich wahrscheinlich den jedesmal vorhandenen als Zweige anschliessen. Der Modus, nach welchem alle diese Vorgänge stattfinden, ist noch zu untersuchen.

Wenn man von der berechtigten Annahme ausgeht, dass die erwachsene Welwitschia-Pflanze, abgesehen von den successive auftretenden Blüthenzweigen, einfach aus dem Wachsthum des als dicotyledonisch bekannten Embryo hervorgeht und dessen ursprüngliche Gliederung zeitlebens beibehält, so kann man, nach den bekannten anatomischen Thatsachen, für die frühen Wachsthumsstadien folgendes mit Wahrscheinlichkeit aussagen. Von den breiten Insertionsflächen der Cotyledonen geht eine grössere Anzahl ursprünglicher Spurstränge convergirend gegen das zur Pfahlwurzel auswachsende Wurzelende, um sich hier zum axilen Wurzelstrang zu vereinigen. Seitens nächsthöherer Blätter treten keine Stränge zu der Cotyledonarspur hinzu, weil ein blattbildender Vegetationspunkt an der Keimachse überhaupt nicht zur Ausbildung kommt. Der ringförmige »Rand« der Keimachse, welcher die Insertionsflächen der Cotyledonen trägt, nimmt sammt letzteren durch dauerndes intercalares Wachsthum, in centrifugaler Richtung fortschreitend, an Breite zu, derart, dass der Stammscheitel Scheibenform erhält; sein Gewebe bleibt, mit Ausnahme einer dünnen Rindenschicht, dauernd in halbmeristematischem Zustand. Die Blattspurstränge erfahren, in dem Maasse als die Randverbreiterung fortschreitet, in der Blattinsertion einen intercalaren Längenzuwachs und zu den erstvorhandenen treten neue; alle successive hinzukommenden ordnen sich zu der doppelten Blattspurschicht. Gleichzeitig mit dem Beginn dieser Erscheinungen tritt, in nicht genau zu präcisirender Weise, sowohl rings um die ganze Blattspurschicht als um den axilen Wurzelstrang ein extrafasciculares Cambium auf, welches in das halbmeristematische Gewebe des Randes sich fortsetzt, in dem ganzen übrigen Umfang von Stamm und Wurzel als distincte Schicht dauernd thätig bleibt und in centripetaler Folge secundäre Rinde, in centrifugaler den secundären Holzkörper producirt. Letzterer besteht aus den collateralen Gefässbündeln, welche in oben beschriebener Anordnung mit ungleichnamigem Gewebe abwechseln.

Bezüglich des Baues der Gefässbündel ist noch hinzuzufügen, dass dieselben den eben, p. 348, für das Blatt dargestellten sehr ähnlich, auch von ähnlichen Fasersträngen wie diese begleitet, übrigens ihnen nicht völlig gleich sind. Die der Blattspurschicht und der inneren Wurzelkreise sind sammt den zugehörigen Fasersträngen viel grösser als die des Blattes und haben die Form schmaler Platten, deren Ränder dem Aussen- und Innenrande des Bündels entsprechen. Im Einzelnen ist ihr Bau noch zu untersuchen. — Nach Hooker's Angaben treten bei alten Exemplaren im Verlaufe der Bündel, auch der Blattspurschicht, Unregelmässigkeiten ein. Ob es sich dabei etwa um intercalare Neubildungen im Parenchym handelt, ist ungewiss.

Capitel XVII.

Secundärer Dickenzuwachs bei Monocotyledonen und farnartigen Pflanzen.

§ 197. Die meisten Stämme und Wurzeln von Monocotyledonen zeigen nach der primären Gewebedifferenzirung keine secundären anatomischen Veränderungen ausser der zumal bei Wurzeln und Rhizomen oft, aber keineswegs allgemein auftretenden Bildung eines Oberflächen-Periderms. Vgl. § 21 und Fig. 168, p. 375. Die Entstehung und die Eigenschaften dieses sind, soweit bekannt, dem für die Rinde der Dicotyledonen beschriebenen gleich.[1])

Ein cambiogener, Holz und Bast bildender secundärer Dickenzuwachs fehlt den weitaus meisten, auch baumartigen Monocotylen-Stämmen und ihren Wurzeln vollständig. Nach der Ausbildung des primären Bündelcylinders ändert sich die Gewebeanordnung innerhalb der Epidermis oder Peridermschicht nicht mehr. Zwar bestehen Angaben und Controversen darüber, dass die Internodien solcher Stämme, z. B. von Palmen, nach ihrer primären Gewebedifferenzirung und Streckung noch Jahre lang an Umfang zunehmen sollen, eine Erscheinung, welche, wenn sie richtig ist, in Volumenzunahme der vorhandenen Gewebeelemente, nicht in cambiogener Neubildung ihren Grund hat.

Cambium, secundäres Holz und -Bast treten nach den derzeitigen Kenntnissen nur auf bei den mehr oder minder arborescenten Stämmen von Aloineen (Aloe, Lomatophyllum, Yucca) von Beaucarnea und den Dracaeneen (Dracaena, Cordyline, Aletris, u. a.); bei Knollen von Dioscoreaceen: Dioscorea-Arten, Tamus, Testudinaria; und bei Dracaeneen-Wurzeln.[2])

Die primäre Gewebeanordnung der genannten Stämme ist die des Palmentypus (p. 272). Wenn dieselbe mindestens soweit vollendet ist, dass sämmtliche primäre Gefässbündel angelegt und in Ausbildung begriffen sind, tritt die Cambiumschicht auf: bei einer Anzahl Arten, wie Yucca aloifolia, Calodracon Jacquini, Aloe plicatilis, Beaucarnea tuberculata dicht unter dem Stammscheitel, noch vor vollendeter Gewebedifferenzirung in dem betreffenden Querschnitt; bei den meisten Dracaeneen — Dr. reflexa, marginata, Aletris fragrans — dagegen in schon längst differenzirten, ziemlich alten Regionen des Stammes, 14 bis 18 und 22^{cm}, viele Internodien, unter dem langsam in die Länge wachsenden Scheitel. Die Initialschicht des Cambium ist eine durch keine weiteren Besonderheiten ausgezeichnete Parenchymzellenlage, welche

---

1) Vgl. Sanio, Pringsheim's Jahrb. II, 66.

2) Treviranus, Physiol. I, 497. — Meneghini, Ricerche, l. c. vgl. p. 273. — Unger, Dicotyledonenstamm (l. c. vgl. p. 260) p. 46. — Schleiden, Grundzüge, (3. Aufl.) II, 159. — Schacht, Lehrb. I, 329 et passim. — Nägeli, Beitr. I, 21. — Millardet, Anatomie etc des Yucca et Dracaena. Mém. soc. des sc. nat. de Cherbourg, Tom. XI. — Rauwenhoff, Bydr. tot de Kenntn. v. Dracaena Draco. Amsterd. 1864 (nach Wossidlo). — Wossidlo, Ueber Wachsth. u. Struct. d. Drachenbäume. Progr. Breslau 1868 (hier ältere Literatur). — Falkenberg, Vegetationsorg. d. Monocotyledonen. Stuttg. 1876. —

rings um die Aussenfläche des Bündelcylinders, also extrafascicular verläuft. Sie grenzt dicht an die äussersten Blattspurbündel und ist jedenfalls dem Pleromcylinder zuzurechnen.

Radiales Wachsthum und tangentiale, in reciproker Richtung wiederholte Theilungen dieser Schicht produciren in centrifugaler Folge secundäres Holz, in centripetaler secundäre Rinde, in demselben Gange und ähnlicher Anordnung wie bei den p. 608 beschriebenen extrafascicularen Cambien, also secundäre Gefässbündel abwechselnd mit interfascicularem, bei den hier in Rede stehenden Pflanzen der Hauptmasse nach immer parenchymatischem Gewebe. Vgl. Fig. 241. Die eigentliche Initialschicht bleibt hierbei wohl immer eine einfache Zellenlage. Sowohl ihre als die zunächst aus ihr hervorgegangenen Zellen haben den p. 481 für Cambium und Jungzuwachs beschriebenen einfachen Bau. Die Gestalt beider ist die aufrechter rechteckiger Prismen, welche je nach dem Einzelfall etwa 2—4mal höher als breit sind.

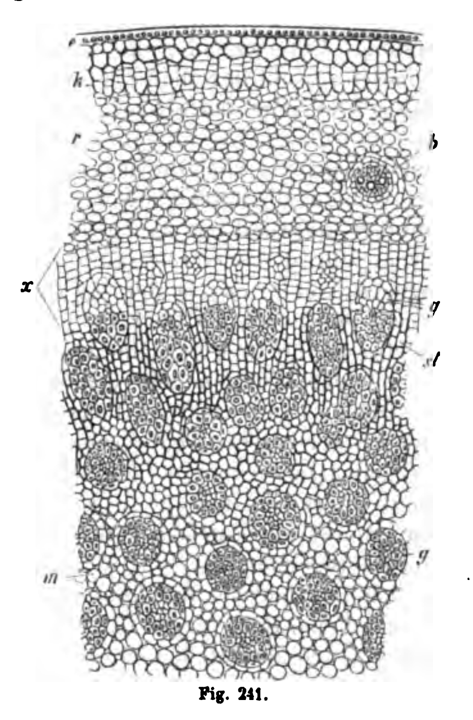


Fig. 241.

Die nach dem Entwicklungsalter in verschiedenem Verhältniss kürzern Seiten ihrer rechteckigen Grundflächen sind radial gerichtet. Alle Zellen sind ihrer Entstehung entsprechend in radiale Reihen gestellt. Die auf der Innenseite der Initialschicht befindlichen werden einestheils in centrifugaler Folge und wohl meist nach einer oder einigen tangentialen Theilungen zu dauernden interfascicularen, relativ weiten Parenchymzellen. Anderntheils treten an bestimmten Punkten in vom Cambium nach innen zu abgeschiedenen Gewebemutterzellen, resp. Längsreihen solcher, rasche, mehrseitswendige Längstheilungen ein, aus welchen engzellige Initialstränge hervorgehen, die sich zu secundären Gefässbündeln ausbilden; und zwar geht die Ausbildung der letzteren in centrifugaler Folge vor sich, während am Aussenrande des Stranges wiederum interfasciculare Parenchymbildung eintritt. An der Bildung eines Initialstrangs betheiligen sich nach Millardet im Querschnitt 1 bis 3, oder mehr, bis 9 und 12 ursprüngliche Gewebemutterzellen, je nach der Grösse des Stranges. Bei den höheren Ziffern

Fig. 241. Stück des Querschnitts eines etwa 18^{mm} dicken, 1^{m} hohen Stämmchens einer Dracaena, wahrscheinlich Dr. reflexa, schwach vergr. *e* Epidermis, *k* Periderm, *r* primäre Rinde, *b* ein durch diese austretender Blattspurstrang. *g* primäre Bündel des Stammes, zwischen Parenchym *m*. *x* Jungzuwachs- und Cambiumzone mit Initialsträngen; weiter nach innen fertiges Holz; *g* secundäre Gefässbündel, *st* markstrahlähnliche Interfascicularstreifen. — Aus Sachs, Lehrb.

gehören die betheiligten Zellen immer mehreren Radialreihen an. Die Anordnung und Succession der Initialstränge ergibt sich aus der nachher zu beschreibenden Anordnung der Gefässbündel. Bei der Ausbildung letzterer finden, wie gleich hier bemerkt sein mag, Streckungen der Elemente auf ein Vielfaches der Cambiumzellenlänge statt, bei gleichbleibenden oder zunehmenden Querdurchmessern, und in Folge hiervon Verschiebungen und gegenseitige Verdrängungen, welche für die vorliegenden Fälle nicht eingehend studirt, im allgemeinen aber nach den im § 137 dargelegten Gesichtspunkten zu beurtheilen sind.

Die secundären Gefässbündel stehen mit den primären Blattspursträngen wenigstens in den Knoten, an den Ausbiegungsstellen letzterer, in directer Verbindung. Untereinander sind sie in ihrem Längsverlaufe durch zahlreiche Anastomosen sowohl in radialer als in tangentialer Richtung verbunden, so dass sie ein nach allen Seiten ausgezweigtes Netz darstellen, dessen Maschen von dem interfascicularen Gewebe ausgefüllt werden. Bei den untersuchten Aloineen und Dracaeneen sind die Maschen des Netzes langgestreckt, spitz und schmal, nur wenige interfasciculare Zellen breit, die Bündel haben einen ähnlichen undulirten Verlauf wie die Stränge im normalen Dicotylenstamm und der Holzkörper ein dementsprechendes Gefüge. In dem Stamme von Beaucarnea dagegen, wenigstens in der knollig geschwollenen Basis sind die Maschen gestreckt-polygonal, bis über 1^{mm} weit, ein zierliches Netzwerk bildend, durch welches an der breiten Stammbasis die zu den älteren, aus früheren Jahrgängen stammenden Wurzeln gehörigen Stränge in radialer Richtung hindurchlaufen. Im radialen Längs- und im Querschnitt bilden die Bündel in beiden Fällen mehr oder minder regelmässige concentrische Zonen. Bei den Dracaeneen sind diese unregelmässig verschränkt, indem die Bündel der einen mit denen der nächst innern alterniren und theilweise in die Interstitien derselben vorspringen; in den anderen untersuchten Fällen dagegen — Yucca, Aloe spec., Beaucarnea — sind sie regelmässiger, durch breitere interfasciculare von einander getrennt. Der Längsverlauf der Bündel weicht nach dem Gesagten auch bei den dichten, engmaschigen Hölzern von der Verticalen ab, er ist jedoch, wenn man von den Undulationen absieht, bei den Dracaenen seiner Hauptrichtung nach senkrecht. Bei Yucca aloifolia dagegen fand Millardet die Hauptrichtung, allerdings mit manchen Unregelmässigkeiten, gegen die Verticale stark, bis zu 45° geneigt und die Richtung der Neigung in successiven Schichten wechselnd; meistens, wenn auch nicht constant, in jedesmal zwei successiven Zonen nach der einen, in den beiden folgenden nach der entgegengesetzten Seite gerichtet.

Der Bau der secundären Gefässbündel ist für die Dracaenen mit einiger, jedoch nicht erschöpfender Genauigkeit bekannt. Während die Blattspurstränge die für Monocotylen gewöhnliche [1]) collaterale Zusammensetzung und Umscheidung, nach Caspary [2]) allerdings nur Tracheiden besitzen, auch in den spiralfaserigen Erstlingstracheen keine Gefässperforationen, wird der Secundärstrang aufgebaut von einem kleinen Siebtheil, welcher ohngefähr die Mitte einnimmt und rings umgeben ist von durchschnittlich etwa 2—3 Schichten von Tracheiden. Der Siebtheil besteht, wie Wossidlo zuerst hervorhob, aus

1) Vgl. p. 335. 2) l. c. vgl. p. 172.

einer geringen Zahl Siebröhren mit einfachen engporigen callösen Querplatten (p. 184); die Röhren werden von zarten Cambiformzellen begleitet. Im Querschnitt ist die gesammte Zahl der zartwandigen Elemente des Siebtheils oft sehr gering, kaum 6, in anderen Fällen allerdings grösser; sein Gesammtumriss hiernach mannichfach wechselnd. In seinem Umkreis, also an die Tracheiden grenzend, stehen derbwandigere und auf den Längswänden mit grossen runden unbehoften Tüpfeln versehene Zellen. Die Tracheiden sind, soweit bekannt, alle von gleichem Bau, gestreckt-spindelförmig, mit ihren spitzen Enden nach verschiedenen Richtungen zwischen einander geschoben, und auf ihren sehr dicken verholzten Wänden mit meist zwei unregelmässigen Längsreihen schräg spaltenförmiger Hoftüpfel (vgl. p. 168) versehen. Die peripherischen grenzen ohne distincte Umscheidung, mit spärlich getüpfelten Flächen, direct an das interfasciculare Parenchym. Die Zahl der Tracheiden eines Bündelquerschnitts ist mässig, sie mag durchschnittlich je nach Individuum und Species etwa 25—60 betragen. Die Gesammtform des Querschnitts eines Bündels ist mehr oder minder breit elliptisch, mit radialer Stellung der langen Achse; die relative Breite der Ellipse scheint zu der seitlichen Entfernung der Bündel von einander in umgekehrtem Verhältniss zu stehen und diese nach Species durchschnittlich verschieden zu sein.

Bei den Stämmen von Aloe und Beaucarnea ist der Bau der Secundärbündel, den vorliegenden Daten zufolge, dem beschriebenen durchaus ähnlich, aber noch nicht genau untersucht. Für Yucca gilt nach Millardet das Gleiche, mit der Einschränkung, dass der kleine Siebstrang nicht in der Mitte, sondern in dem äusseren Rande des Bündels liegt.

Wie schon oben gesagt wurde, ist das interfasciculare Gewebe, abgesehen von oft zahlreichen eingestreuten Krystallschläuchen, bei den untersuchten Arten ausschliesslich Parenchym. Seine Zellen behalten im Ganzen die radiale Reihung bei, in welcher sie aus dem Cambium hervorgingen, wenn sie auch rings um jedes Gefässbündel aus derselben etwas verschoben werden müssen. Auch ihre Gestalt, insonderheit ihre Höhe bleibt im Ganzen derjenigen der Cambiumzellen ähnlich. In radialer Richtung erfahren sie allerdings nach der Theilung, aus welcher sie hervorgingen, noch mehr oder minder erhebliche Ausdehnung, so dass ihr Querschnitt fast quadratisch — aber unter Bildung intercellularer Interstitien abgerundet — wird, oder die Gestalt eines in radialer Richtung gestreckten, ebenfalls abgerundeten Rechtecks erhält. Zumal an den zwischen den Seiten dicht gestellter Bündel radial verlaufenden Reihen ist diese Streckung oft beträchtlich, so dass dieselben im Querschnitt streckenweise den liegenden Markstrahlen dicotyledoner Hölzer ähnlich sehen; sehr auffallend z. B. bei Aletris fragrans.

Die Structur des interfascicularen Holzparenchyms zeigt nichts allgemein Bemerkenswerthes. Bei den festen Hölzern der Dracaenen erhält es ziemlich derbe, mit zahlreichen runden unbehoften Tüpfeln versehene und verholzte Wände, bei den übrigen untersuchten Formen bleibt es zartwandig und saftig.

Es ist bekannt, dass das beschriebene secundäre Dickenwachsthum unbegrenzt andauert, dass die alten Stämme mancher Dracaenen in Folge desselben gewaltigen Umfang erreichen. In wieweit die hierbei nothwendig eintretenden periodischen Remissionen und Beschleunigungen zu Structurungleichheiten im

Holze führen können, welche der Jahresringbildung dicotyledoner Hölzer entsprechen, ist ungewiss.

Die vom Cambium ausgehende secundäre Rindenbildung ist wenig ausgiebig, ihr Product dünnwandiges Rindenparenchym nebst Krystallschläuchen. Die Zellen jenes erfahren nach ihrem Hervorgehen aus der Cambiumschicht bei Cordyline paniculata häufig, bei anderen Formen, wie Calodracon, Aloe sp., Beaucarnea hie und da einmalige Quertheilung, werden also halb so hoch als die Cambiumzellen. Ihrer Entstehung entsprechend sind sie anfangs immer regelmässig radial gereiht; in wieweit diese Anordnung durch spätere Dilatation gestört wird, ist nicht näher untersucht. In der subepidermalen Schicht tritt früher oder später die Bildung des schon erwähnten, zeitlebens dauernden und der Dilatation folgenden Oberflächenperiderms ein, welches bei Beaucarnea die dicken, mit dem Alter von aussen her einreissenden Korkmassen bildet, von denen die knollige Stammbasis umkleidet wird.

§ 198. Von den bodenständigen Knollen der Dioscoreaceen bedürfen die meisten in jeder Beziehung noch genauerer Untersuchung. Nach den derzeitigen Kenntnissen kann man drei Kategorien derselben unterscheiden, nämlich 1) knollig angeschwollene Wurzeln: Dioscorea Batatas; 2) schuppig beblätterte, aus vielen Internodien aufgebaute Rhizome: Dioscorea villosa; 3) blattlose Knollen, hervorgegangen aus der Anschwellung des ersten epicotylen Internodiums der Keimpflanze: Tamus communis[1]), wohl auch T. polycarpus[2]), Testudinaria[3]), manche Dioscorea-Arten. Nur die Knollen der 3. Kategorie besitzen Cambium und secundären Dickenzuwachs; und zwar sind diese denen der im vorigen Paragraphen betrachteten Stämme in den Haupterscheinungen gleich. Die erste Entstehung des Cambium ist nicht bekannt. An den untersuchten Individuen umzieht es innerhalb einer dünnen parenchymatischen Rinde die ganze Seitenfläche der Knolle; wo diese wie bei Testudinaria mit horizontaler oder wie bei Dioscorea sinuata Hort. mit schräger ebener Grundfläche dem Boden aufsitzt, fehlt es über dieser Grundfläche. Die Gestalt seiner Zellen, die Production von secundärem Holz und spärlicher Rinde, die bleibende radiale Reihung der interfascicularen Elemente und die Anordnung und Verbindung der secundären Gefässbündel sind wesentlich die gleichen wie bei jenen Stämmen. Das Interfasciculargewebe besteht ausschliesslich aus zartwandigen, amylumreichen, in radialer Richtung oft stark gestreckten Parenchymzellen, nebst Rhaphidenschläuchen. Es bildet die Hauptmasse der Knolle. Die dünnen und ein Netz in dem Parenchym bildenden secundären Gefässbündel sind collateral. Ihr Gefässtheil besteht aus gestreckten Tracheiden — Gefässperforationen konnte ich wenigstens nicht finden —, deren Seitenwände netzfaserig treppenförmig oder meist mit vielreihigen kleinen querspaltigen Hoftüpfeln dicht bedeckt sind, und welche, zumal bei Tamus und Testudinaria, aufs mannichfachste gekrümmt und durcheinander gewickelt sind. Die Oberfläche bedeckt sich früh mit einem zeitlebens dauernden und der Dilatation folgenden Periderm,

---

1) Dutrochet, Obs. sur les embryons végétaux. Nouvelles annales du Muséum d'hist. nat. IV (1835), p. 169.

2) Vgl. Unger, Anat. u. Physiolog. p. 239.

3) v. Mohl, Ueber den Mittelstock von Tamus elephantipes Verm. Schr. p. 186 (1836

welches bei Testudinaria die schon p. 120 erwähnten rissigen, grossentheils sklerotischen Korkkrusten bildet.

§ 199. Ein secundärer Dickenzuwachs monocotyler Wurzeln ist nur für Dracaenen bekannt, und zwar für Dr. Draco, marginata, fruticosa, reflexa[1]), Aletris fragrans. Während ein Theil der Wurzeln dieser Pflanzen die primäre Structur (p. 376) unverändert beibehält, nimmt bei manchen stärkeren das Pericambium die Eigenschaften und Functionen einer extrafascicularen Cambiumschicht an. Die Eigenschaften dieser und ihrer secundären Producte sind, soweit die spärlichen und unvollständigen Untersuchungen reichen, ganz dieselben wie die der gleichnamigen Theile des zugehörigen Stammes. Soweit bekannt, beginnt die secundäre Verdickung immer erst an der schon alten Wurzel, deren primäre Gewebe längst vollständig ausgebildet, deren Endodermiszellen speciell verdickt und sklerotisch sind. In Folge hiervon wird die Endodermis durch den Dickenzuwachs der Länge nach gesprengt, unter denselben Erscheinungen, welche für die Sprengung corticaler Faserringe p. 558 beschrieben sind. — Die primäre Aussenrinde folgt dem Dickenzuwachs jedenfalls eine Zeit lang durch Dilatationswachsthum. Ob später eine Abstossung durch innere Peridermbildung eintreten kann, ist ungewiss.

§ 200. Unter den jetztlebenden farnartigen Gewächsen sind von secundären Veränderungen der Gewebevertheilung einige Andeutungen von Peridermbildung bekannt, welche schon p. 114 erwähnt wurden. Ein secundärer Dickenzuwachs, ausgehend von einer Cambiumschicht, welche secundäres Holz und secundäre Rinde producirt, findet sich nur bei den Isoëten. Die bezüglichen Erscheinungen, welche hier auftreten, weichen in mancher Hinsicht von den bei Phanerogamen bekannten ab, schliessen sich diesen aber an als ein sehr einfaches Glied der Stufenreihe, welche auch sie miteinander darstellen. Die einzelnen mit dem Dickenzuwachs in Beziehung stehenden Zonen und Theile lassen sich ungezwungen denen der Phanerogamen vergleichen, und mit den gleichen in unveränderter Bedeutung gebrauchten Namen wie diese bezeichnen. Bedenken, welche hiergegen geltend gemacht worden sind, finden ihre Erledigung, wenn man bei der Vergleichung nicht von den normalen Dicotyledonen allein ausgeht, sondern die ganze Reihe der in vorstehenden Paragraphen dargestellten Erscheinungen berücksichtigt.

Wie aus den Beschreibungen[2]) bekannt, ist der kurze einfache Stamm der Isoëten zwei- oder dreilappig, ausnahmsweise vierlappig, die Lappen durch Längsfurchen von einander getrennt, aus welchen die Wurzeln vortreten. Die Mitte des Stammes wird der Länge nach durchzogen von dem schon p. 291 und 361 erwähnten axilen, Tracheiden führenden Strang, welcher einerseits bis dicht unter die Meristemgruppe des flachen Stammscheitels reicht und sich hier, in dem Maasse als neue Blätter auftreten, in acropetaler Richtung als ein cylindrisch-conischer Körper weiter bildet; auf der anderen basiskopen Seite sich verbreitert in so viele Arme oder Flügel, als Stammfurchen vorhanden sind.

1) Caspary, Pringsheim's Jahrb. I, 446. — Wossidlo, l. c. p. 27.

2) v. Mohl, Ueber den Bau des Stammes von Isoëtes lacustris. Verm. Schr. p. 122. — Hofmeister, Beitr. z. Kenntn. d. Gefässkryptog. I. Abhandl. d. Sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. IV. — A. Braun, l. c. vgl. p. 434. — Russow, Vergl. Unters. p. 139. — Hegelmaier, Bot. Ztg. 1874, p. 481. — Vgl. auch Sachs, Lehrb. 473.

Jeder Flügel ist gegen eine Stammfurche gerichtet; sein im allgemeinen convexer unterer und sein ziemlich gerader oberer Rand laufen gegen die Furche zu in eine Kante zusammen. Die Flügel nehmen an Breite zu in dem Maasse als neue Wurzeln entstehen und die Gefässbündel dieser sich an sie ansetzen. Die vorliegenden Daten führen zu der von Hofmeister und Sachs vertretenen Anschauung, dass der gesammte axile Strang lediglich aus der sympodialen Vereinigung der Ansatzstellen einerseits der Blattspurbündel, andererseits der Wurzelstränge entsteht.

Das obere, von der kleinen Scheitelmeristemgruppe überragte Ende des Tracheiden führenden Stranges wird seitlich rings umgeben von radial gegen die Oberfläche gerichteten Meristem-Zellreihen, aus welchen die dicke, parenchymatische primäre Rinde hervorgeht, welche die radiale Zellenreihung beibehält. Bis dicht unter das tracheidenführende Ende ist der Strang rings umgeben von einer Schicht jener tafelförmigen, bei Is. lacustris wasserhellen Zellen mit glänzender Wand, welche oben, p. 361 als muthmassliche Vertreter der Siebröhren erwähnt wurden. Diese Schicht ist gleich dem Tracheidenstrang in Dauerzustand übergegangen. Während nun die radialen Meristemreihen im Umkreis ebenfalls zu Parenchymzellen heranwachsen, bleibt eine an die tafelförmigen Zellen zunächst angrenzende Schicht meristematisch, um zeitlebens als Cambium zu fungiren. Diese Cambiumschicht geht um den ganzen axilen Strang, mit Ausnahme des Scheitels und der Orte, wo sie von den Ansätzen der Blatt- und Wurzelbündel gleichsam durchbohrt wird. Sie scheint streng genommen eine einzige initiale Zellenlage zu sein, doch ist dies nicht sicher festgestellt. Ihre Zellen sind denen der tafelförmigen Schicht ähnlich gestaltet, in radialer Richtung durchschnittlich kürzer; und auch denen des Cambiums monocotyledoner Stämme durchaus ähnlich. Wie diese zeigen sie nun weiterhin successive radiale Dehnung und reciproke tangentiale Längstheilungen. Die Producte dieser gehen strangwärts in centrifugaler, rindenwärts in centripetaler Folge in definitiven Gewebezustand über. In der relativen Ausgiebigkeit des Zuwachses nach beiden Richtungen findet aber der Unterschied vor allen übrigen bekannten Fällen statt, dass der axile Strang im Vergleich zu der Rinde immer dünn und schmal bleibt, nur um wenige Schichten an Dicke zunimmt, während die secundäre Rinde im Laufe der Jahre um hunderte derselben wächst. Die dem axilen Strang in centrifugaler Folge hinzugefügten Elemente haben die Form jener mehrerwähnten tafelförmigen Zellen. Sie behalten die ursprüngliche radiale Anordnung und dichte, wenigstens bei I. lacustris lückenlose Verbindung untereinander bei. Von der tangentialen Längsrichtung abweichende, schräge Theilungen kommen vor und sind näher zu studiren. Die Zellen erhalten bei I. lacustris zum grössten Theile jene oben beschriebenen glänzenden Wände und wasserhellen Inhalt, welch letzterer auch noch näherer Untersuchung bedarf. Zwischen den wasserhellen kommen jedoch einzelne Zellen, oder Längsschichten solcher vor, welche reich an Stärkekörnern sind. Bei terrestrischen Arten, wie I. hystrix, Durieui hat, wie Hegelmaier fand, eine regelmässige Abwechselung zwischen wasserhellen und stärkeführenden concentrischen Schichten statt, derart, dass zwischen den 3—5 Lagen starken ersteren je eine stärkeführende Zellenschicht liegt. — Tracheiden fehlen dem secundären Zuwachs des Stranges in den meisten Fällen vollständig: doch sind

dieselben in einzelnen Exemplaren von I. lacustris und Durieui beobachtet, einzeln oder gruppenweise zwischen den tafelförmigen Elementen stehend, in Gestalt und Anordnung diesen, im Bau den ursprünglichen Tracheiden des Stranges gleich. — Schliesslich mag noch darauf aufmerksam gemacht werden, dass es unentschieden ist, ob die oben erwähnte erste Lage tafelförmiger Elemente als erste aus dem Cambium hervorgeht, oder dem primären Strange angehört.

Die cambiogene secundäre Rinde besteht ausschliesslich aus Parenchym, dessen Zellen je nach den Arten reichlich Amylum, oder dieses nebst Fett enthalten. Ihrer Entstehung entsprechend bleiben sie in radiale und concentrische Reihen geordnet, mit ihrer Ausbildung treten, zumal bei den wasserbewohnenden Arten, weite luftführende Interstitien zwischen den abgerundeten Kanten auf. Gleich der primären Rinde ist auch der secundäre Zuwachs zwischen den Furchen weit beträchtlicher als vor denselben. Es ist bekannt, dass in jeder Vegetationsperiode eine erhebliche Production secundärer Rinde erfolgt, die älteren Rindentheile, sammt den ihnen anhaftenden alten Blattbasen und Wurzeln, und den zu diesen gehörigen, innerhalb befindlichen, durch den Zuwachs gedehnten und schliesslich zerrissenen Gefässbündeln nach aussen schiebt, und dass die alten Rindenschichten, unter Bräunung ihrer leeren Zellwände, ohne aber durch Peridermbildung abgestossen zu sein, successive absterben und verwittern.

Register der Pflanzennamen.

F.

G.

H.

I. (vgl. auch J.)

J.

N.

O.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

